

SÉRIE A N° 2923

N° D'ORDRE

3794

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M^{me} **DUPONT-RAABE**

1^{re} THÈSE. — LES MÉCANISMES DE L'ADAPTATION CHROMATIQUE CHEZ LES INSECTES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 9 Mai 1956 devant la Commission d'examen.

MM. PRENANT, *Président.*

GRASSÉ

TEISSIER

} *Examineurs.*

PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

1957

SÉRIE A N° 2923
N° D'ORDRE
3794

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M^{me} DUPONT-RAABE

1^{re} THÈSE. — LES MÉCANISMES DE L'ADAPTATION CHROMATIQUE CHEZ LES INSECTES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 9 Mai 1956 devant la Commission d'examen.

MM. PRENANT, *Président.*
GRASSÉ } *Examineurs.*
TEISSIER }

PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

1957

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen..... M. J. PÉRÈS.

PROFESSEURS

G. JULIA.....	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	GALLIEN	T Embryologie.
E. DARMOIS	T Enseignement de Physique.	EICHHORN	T Biologie végétale (P. C. B.).
Robert LÉVY	T Physiologie comparée.	DE CUGNAC.....	T Biologie végétale (P. C. B.).
FOCH.....	T Mécanique physique et expérimentale.	M ^{lle} CAUCHOIS.....	T Chimie-Physique.
PAUTHENIER.....	T Électrotechnique générale.	THELLIER	T Physique du Globe.
DE BROGLIE.....	T Théories physiques.	AUDUBERT	T Electrochimie.
JOB	T Chimie générale.	L'HÉRITIER.....	T Génétique.
PRENANT.....	T Anatomie et Histologie comparées.	GRIVET	T Radio-Électricité.
GARNIER	T Géométrie supérieure.	PONCIN	T Mécanique des fluides.
PÉRÈS	T Mécanique des fluides et applications.	THIRY	T Mécanique appliquée.
LAUGIER.....	T Physiologie générale.	DUBREIL	T Arithmétique et théorie des nombres.
M. CURIE.....	T Physique (P. C. B.).	QUELET	T Chimie organique.
BARRABÉ	T Géologie structurale et géologie appliquée.	CAGNIARD	T Géophysique appliquée.
G. DARMOIS.....	T Calcul des probabilités et Physique mathématique.	CHAMPETIER	T Chimie macromoléculaire.
Jacques BOURCART ..	T Géographie physique et Géologie dynamique.	CUVILLIER.....	T Géologie structurale et Géologie appliquée.
M ^{me} JOLIOU-CURIE..	T Physique nucléaire et Radio-activité.	JUNG.....	T Pétrographie.
PLANTEFOL	T Botanique.	TRILLAT.....	T Chimie-Physique.
CABANNES	T Recherches physiques.	WIEMANN.....	T Chimie (M. P. C.).
GRASSÉ	T Évolution des êtres organisés.	JACQUINOT	T Spectroscopie et physique céleste.
PRÉVOST.....	T Chimie organique.	VASSY	Physique de l'atmosphère.
BOULIGAND	T Application de l'analyse à la Géométrie.	DESTOUCHES.....	Théories physiques.
CHAUDRON	T Chimie appliquée.	M. PRUVOST.....	T Géologie.
WYART	T Minéralogie.	AMIEL	T Chimie (P. C. B.).
TEISSIER.....	T Zoologie.	HOCART	T Minéralogie.
MANGENOT	T Biologie végétale.	J.-P. MATHIEU.....	T Physique (P. C. B.).
P. AUGER	T Physique quantique et relativité.	COUTEAUX.....	T Biologie animale (P. C. B.).
MONNIER.....	T Physiologie des fonctions.	MAY	T Biologie animale (P. C. B.).
PIVETEAU.....	T Géologie.	CHOQUET.....	T Calcul différentiel et intégral.
ROCARD.....	T Physique (E. N. S.).	FELDMANN.....	T Biologie (P. C. B.).
H. CARTAN.....	T Mathématiques (E. N. S.).	GUINIER.....	T Physique (P. C. B.).
LAFFITTE.....	T Chimie générale.	JOST.....	T Biologie (P. C. B.).
FAVARD	T Mécanique générale.	FORTET	T Calcul des probabilités.
COULOMB.....	T Physique du Globe.	SCHWARTZ	T Méthode mathématique de la Physique.
M ^{lle} COUSIN.....	T Biologie animale (P. C. B.).	CHOUARD.....	T Physiologie végétale.
CHRÉTIEN.....	T Chimie minérale.	MALAVARD	T Aviation.
P. DRACH.....	T Zoologie.	BRELOT	T Calcul différentiel.
KASTLER	T Physique.	NORMANT.....	T Chimie (P. C. B.).
EPHRUSSI	T Génétique.	BÉNARD	T Chimie (P. C. B.).
WURMSER	T Biologie physico-chimique.	BUVAT	T Botanique (E. N. S.).
RIVIÈRE	T Géologie (S. P. C. N.).	DUGUE	T Statistiques mathématiques.
GAUTHERET.....	T Biologie Végétale (P. C. B.).	GELOSO.....	T Chimie (S. P. C. N.).
LUCAS	T Physique.	SOULAIRAC.....	T Psychophysiologie.
A. THOMAS	T Biologie Cellulaire.	ULRICH.....	T Physiologie végétale.
ARNULF	T Optique appliquée.	MARÉCHAL.....	T Optique théorique et appliquée.
MAX MORAND.....	T Physique.	KIRRMANN.....	T Théories chimiques.
SOLEILLET.....	T Physique.	CHADEFAUD.....	T Botanique.
FORTIER	T Mécanique expérimentale des fluides.	DESTRIAU.....	T Physique (M. P. C.).
DANJON.....	T Astronomie.	M ^{lle} LE BRETON.....	T Physiologie générale.
FROMAGEOT.....	T Chimie Biologique.	SALEM.....	T Mathématiques générales.
LAPORTE.....	T Physique générale et Radio-activité.	ESCLANGON.....	T Physique (P. C. B.).
JANET	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.	LELONG	T Mathématiques générales.
PETIT.....	T Biologie maritime.	DEVILLERS.....	T Anatomie et Histologie comparées.
QUENEY.....	T Météorologie et dynamique atmosphérique.	EHRESMANN	T Topologie Algébrique.
		FRANÇON.....	T Physique (M. P. C.).
		GLANGEAUD.....	T Géographie physique et Géologie dynamique.
		GODEMENT.....	T Mathématiques (M. P. C.).
		PISOT	T Calcul des Probabilités.
		ROCH (E.).....	T Géologie.
		SCHATZMANN.....	T Astrophysique.
		TERMIER	T Paléontologie stratigraph.
		ZAMANSKY.....	T Mathématiques générales.

Secrétaire général..... Ch. MONIER.

LES MÉCANISMES DE L'ADAPTATION CHROMATIQUE CHEZ LES INSECTES

PAR

MARIE DUPONT-RAABE

SOMMAIRE

INTRODUCTION	63
PREMIÈRE PARTIE. — L'ADAPTATION CHROMATIQUE CHEZ LE PHASME	
Chapitre I. — DESCRIPTION DU PHÉNOMÈNE	67
I. — Variations nycthémerales.....	67
II. — Mouvements pigmentaires dans la cellule hypodermique.....	69
Chapitre II. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES ANTÉRIEURES.....	71
I. — Rôle des facteurs externes dans la variation chromatique.....	71
II. — Nature endocrine du contrôle des mouvements pigmentaires.....	73
III. — Hypothèses relatives au lieu de sécrétion de l'hormone pigmentaire.....	76
Chapitre III. — NOTIONS ANATOMIQUES SUCCINCTES.....	77
I. — Morphologie externe, endosquelette.....	78
II. — Système nerveux central.....	79
III. — Système nerveux sympathique.....	82
IV. — Formations endocrines rétro-cérébrales.....	83
V. — Système trachéen	86
Chapitre IV. — MATÉRIEL ET TECHNIQUES.....	88
I. — Matériel	88
II. — Techniques utilisées.....	90
Chapitre V. — PREMIÈRES RECHERCHES EXPÉRIMENTALES.....	96
I. — Ablations d'organes.....	96
II. — Injections d'extraits.....	111
III. — Conclusion	117
Chapitre VI. — IDENTIFICATION DE LA RÉGION CÉRÉBRALE INTÉRESSÉE DANS L'ÉLABORATION DE LA SUBSTANCE CHROMATIQUE — ÉTUDE HISTOLOGIQUE ET CYTOLOGIQUE DU CERVEAU DES PHASMIDES..	118
I. — Les éléments neuro-sécréteurs de la pars intercerebralis élaborent-ils la substance chroma- mactive ?	119
II. — Mise en évidence de la région sécrétrice.....	132
III. — Conclusion	146

Chapitre VII. — LES CORPORA CARDIACA ET LA SUBSTANCE CHROMACTIVE.....	146
I. — La substance chromactive des corpora cardiaca diffère qualitativement de la substance cérébrale	147
II. — Essais de mise en évidence expérimentale d'un rôle exercé par les corpora cardiaca dans l'adaptation chromatique.....	149
III. — Rôle des corpora cardiaca dans la physiologie de l'Insecte.....	155
IV. — Origine de la substance chromactive des corpora cardiaca.....	159
V. — Étude histologique et cytologique des corpora cardiaca.....	165
VI. — Conclusion	170
Chapitre VIII. — MODALITÉS DE LIBÉRATION DE LA SUBSTANCE CHROMACTIVE CÉRÉBRALE — RÔLE DES DIFFÉRENTS ÉLÉMENTS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL.....	171
I. — Modalités de libération de la substance chromactive cérébrale — Rôle du ganglion sous-œsophagien	171
II. — Rôle de la chaîne nerveuse ventrale.....	184
III. — Discussion : Rôle des différents éléments du système nerveux central — Élaboration ou conduction de la substance chromactive.....	195
IV. — Recherches histologiques.....	198
V. — Conclusion	199
Chapitre IX. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	200
DEUXIÈME PARTIE. — L'ADAPTATION CHROMATIQUE CHEZ LA LARVE DE CORETHRE	
Chapitre I. — DESCRIPTION DU PHÉNOMÈNE.....	202
I. — Disposition des chromatophores.....	203
II. — Variations d'aspect — Adaptation chromatique.....	204
III. — Structure des chromatophores.....	207
Chapitre II. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES ANTÉRIEURES.....	209
Chapitre III. — NOTIONS ANATOMIQUES SUCCINCTES — RECHERCHES RELATIVES AUX GLANDES ENDOCRINES POST-CÉRÉBRALES.....	210
I. — Formation péri-aortique.....	211
II. — Corpora cardiaca.....	214
III. — Innervation	215
Chapitre IV. — MATÉRIEL ET TECHNIQUE.....	218
I. — Matériel	218
II. — Techniques utilisées.....	218
Chapitre V. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES.....	221
I. — Identification des organes intéressés dans l'élaboration de la substance chromactive.....	221
II. — Libération d'hormone au niveau des ganglions ventraux.....	224
III. — La contraction des chromatophores est bien un phénomène passif.....	225
IV. — Conclusion	226
TROISIÈME PARTIE. — ACTIVITÉ RÉCIPROQUE DES SUBSTANCES CHROMACTIVES DES INVERTÉBRÉS ET DES VERTÉBRÉS — CARACTÉRISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES	
Chapitre I. — LES SUBSTANCES CHROMACTIVES DES INSECTES.....	227
I. — Les substances chromactives des Phasmides et de la Corèthre.....	227
II. — Présence de substance chromactive chez différentes espèces d'Insectes.....	228
Chapitre II. — ACTIVITÉ RÉCIPROQUE DES SUBSTANCES CHROMACTIVES DES CRUSTACÉS ET DES INSECTES.....	231
I. — Action des substances chromactives des Insectes vis-à-vis des pigments de différents Crustacés.....	231
II. — Action des substances chromactives des Crustacés vis-à-vis des pigments des Insectes....	240
Chapitre III. — ACTION DES SUBSTANCES CHROMACTIVES DES VERTÉBRÉS SUR LES PIGMENTS DES INSECTES	242

Chapitre IV. — PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES DES SUBSTANCES CHROMACTIVES	243
Chapitre V. — CONCLUSION	246
RÉSUMÉ	247
BIBLIOGRAPHIE	251
LÉGENDE DES PLANCHES	260
TABLEAUX EXPÉRIMENTAUX	263

INTRODUCTION

A l'opposé des Crustacés, chez lesquels l'étude de l'adaptation chromatique a suscité un grand nombre de travaux, les Insectes, dans le cadre des recherches endocrinologiques récentes, ont fait essentiellement l'objet d'études expérimentales relatives au déterminisme de la croissance et les travaux consacrés à l'étude de l'adaptation chromatique, assez anciens pour la plupart, ne sont que peu nombreux.

Il semblait donc intéressant d'aborder, au moyen des méthodes de l'endocrinologie : ablations d'organes, greffes, injections d'extraits, et en s'appuyant sur les données récentes relatives aux formations endocrines, le problème de la régulation de l'adaptation chromatique chez les Insectes.

Ce travail traitera uniquement de l'adaptation chromatique physiologique, se traduisant par un changement de couleur rapide des animaux et se réalisant par des déplacements intracellulaires de particules pigmentaires contenues dans des éléments sous-tégumentaires, en relation avec les variations d'éclairement nycthémerales ou avec les changements de coloration de l'habitat. L'adaptation morphologique dont le mécanisme est différent puisqu'il consiste en une élaboration variable, selon les conditions de milieu, des différents pigments tégumentaires, ne sera pas envisagée ici bien qu'elle joue une part plus importante dans la réalisation du mimétisme des Insectes, d'une perfection souvent frappante.

Les mécanismes qui régissent l'adaptation chromatique physiologique des Insectes sont étudiés chez deux espèces qui constituent les cas les plus connus de changements de couleur rapide chez les Insectes : la larve de la Corèthre, *Corethra plumicornis* (*Chaoborus crystallinus*) et le Phasme, *Carausius morosus* Br. (*Dixippus morosus*). Les phénomènes se

présentent de façon fort différente dans ces deux cas : chez la Corèthre, ce sont de véritables chromatophores localisés à la surface de deux paires de volumineux flotteurs, qui subissent, en relation avec la luminosité du fond sur lequel se trouve l'animal, des modifications réversibles importantes. Chez le Phasme, il n'existe pas de véritables chromatophores, mais les cellules hypodermiques de l'ensemble du corps contiennent des pigments qui effectuent d'importantes migrations périodiques intracellulaires ; les animaux présentent donc des variations chromatiques nycthémerales notables, se traduisant par l'existence de livrées diurnes et nocturnes contrastées.

Les recherches ne peuvent être poussées très loin, dans le cas de la Corèthre, en raison de la petite taille et de la fragilité de l'animal ; elles ont été faites essentiellement au moyen de la technique d'injection d'extraits. Chez le Phasme, au contraire, la grande taille et la robustesse des animaux permettent une large application de techniques expérimentales diverses. Les recherches ont donc été poussées au maximum sur cette espèce (2.000 opérations environ) ; en dehors de la technique d'injection d'extraits, la technique d'ablation d'organes et de portions d'organes a été amplement utilisée ; l'emploi simultané de ces deux méthodes est extrêmement utile et permet d'approfondir réellement la compréhension des mécanismes, qui se sont révélés d'une assez grande complexité. Des recherches histologiques et cytologiques ont été effectuées parallèlement ; elles ont tantôt guidé les expériences, tantôt permis d'apporter une confirmation histologique de faits mis en évidence par la méthode expérimentale.

Les conclusions auxquelles ces recherches ont permis d'aboutir, montrent une ressemblance frappante des mécanismes mis en jeu par ces deux Insectes dans la commande de l'adaptation chromatique. Par ailleurs la commande du changement de couleur rapide des Insectes présente, à bien des égards, des ressemblances avec la commande des changements de couleur des Crustacés. Cette étude a donc un certain intérêt comparatif, d'autant plus que les recherches peuvent être poussées beaucoup plus loin sur les Phasmides, en raison des facilités expérimentales, qu'elles ne peuvent l'être chez les Crustacés.

Les phénomènes de migration des pigments oculaires facilitant l'adaptation de l'œil à la vision nocturne se rapprochent par leur nature des phénomènes d'adaptation chromatique physiologique. Leur étude, réalisée sur le Phasme *Carausius morosus*, a montré cependant que les

mécanismes mis en jeu dans la commande des migrations des pigments oculaires étaient de nature différente des mécanismes régissant les migrations des pigments tégumentaires. L'exposé de ces recherches ne sera donc pas inclus dans le présent travail et fera l'objet d'un autre mémoire.

L'exposé qui suit comprend trois parties. Dans une première partie, la plus importante, sont exposées les recherches relatives à l'adaptation chromatique chez le Phasme : premières recherches conduisant à l'identification dans le cerveau de la source de l'hormone chromactive ; recherches ultérieures précisant la localisation de la région active du cerveau et précisant également le rôle, joué par d'autres organes, *corpora cardiaca*, ganglion sous-œsophagien, chaîne nerveuse ventrale. La seconde partie relate les expériences réalisées sur la larve de Corèthre. La troisième partie apporte différentes données concernant l'activité réciproque et certaines caractéristiques physico-chimiques des substances qui régissent les changements de coloration des animaux dans des classes différentes et notamment chez les Crustacés et les Insectes. Les diverses recherches histologiques qui ont été effectuées parallèlement au travail expérimental sont rapportés au cours de l'exposé des différents problèmes qui les ont suscitées.

Le sujet des recherches exposées dans ce mémoire m'a été confié par Monsieur le Professeur TEISSIER, Directeur du Laboratoire de Zoologie de la Sorbonne et de la Station Biologique de Roscoff, où ont été poursuivies certaines parties de cette étude dont l'essentiel a été effectué à Paris.

Il m'est aujourd'hui particulièrement agréable d'exprimer ma reconnaissance à tous ceux qui, par leur appui ou leurs encouragements, m'ont aidée dans la réalisation de ce travail.

Que Monsieur le Professeur TEISSIER trouve ici l'expression de ma respectueuse gratitude. En m'acceptant dans son laboratoire, en appuyant ma candidature au Centre National de la Recherche Scientifique, il m'a donné la possibilité d'entreprendre et de poursuivre ces recherches dans des conditions matérielles favorables. J'ai apprécié, tout au long de mon travail, l'intérêt bienveillant qu'il a témoigné à mes recherches et la liberté avec laquelle il m'a laissé orienter et organiser mon travail.

J'adresse mes remerciements les plus vifs au Centre National de la

Recherche Scientifique qui, par les allocations qu'il m'a attribuées m'a permis de réaliser ces recherches.

Je suis heureuse d'adresser l'expression de ma profonde reconnaissance à Monsieur le Professeur FAGE, Membre de l'Institut, pour la bienveillance qu'il n'a cessé de me témoigner, l'intérêt avec lequel il a suivi le déroulement de mes recherches.

J'apprécie très vivement l'honneur qu'ont bien voulu me faire Monsieur le Professeur GRASSÉ, Membre de l'Institut, Monsieur le Professeur PRENANT en acceptant de juger mon travail. Je me permets de leur exprimer ma très respectueuse gratitude.

Je tiens à dire mon amicale reconnaissance à Monsieur le Professeur DRACH, Monsieur POSSOMPÈS, Maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Paris, qui, par leurs conseils amicaux, m'ont souvent encouragée.

Monsieur GAY m'a apporté une aide considérable dans l'exécution de l'illustration de ce mémoire, je lui adresse mes remerciements bien sincères.

Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Paris.

Mai 1956.

PREMIÈRE PARTIE

L'ADAPTATION CHROMATIQUE CHEZ LE PHASME

CHAPITRE PREMIER.

DESCRIPTION DU PHÉNOMÈNE

I. — Variations nycthémerales.

Le changement de coloration du Phasme *Carausius morosus*, tel qu'on l'observe dans les conditions naturelles d'éclairement, suit l'alternance régulière du jour et de la nuit¹ et coïncide avec une variation périodique du comportement. La livrée nocturne sombre se manifeste dès le crépuscule ; son apparition est commandée non par l'obscurité complète, mais par la modification de l'intensité d'éclairement qui accompagne la tombée du jour. Elle se maintient généralement pendant toute la nuit et disparaît, un peu avant l'aube, laissant apparaître progressivement une livrée diurne claire. La couleur des animaux est particulièrement sombre pendant les premières heures de la nuit ; au cours même de la nuit, il se produit parfois un léger éclaircissement qui peut être en relation avec le clair de lune. Des variations d'éclairement accidentelles (orage ou pluie), survenant pendant le jour, peuvent, dans une mesure qui varie avec les individus, provoquer l'assombrissement des animaux. La couleur du fond sur lequel se trouvent ceux-ci ne semble pas influencer de façon appréciable sur la coloration.

Des variations périodiques du comportement accompagnent les variations chromatiques nycthémerales : dès la chute du jour et pendant toute la nuit, les animaux montrent une grande activité, se déplacent et s'alimentent. Pendant le jour au contraire, ils sont immobiles et adop-

1. Les phénomènes d'adaptation chromatique existent chez la plupart des Phasmides (*Carausius morosus*, *Bacillus rossii*, *Clitumnus extradentatus*). L'essentiel de cette étude a été effectué sur *Carausius* ; certaines expériences ont, pour des raisons de facilités opératoires, été réalisées également sur *Clitumnus*.

tent une position caractéristique de protection, les pattes antérieures étendues et jointes vers l'avant, les pattes mésothoraciques et métathoraciques parfois écartées, mais le plus souvent jointes au corps, les premières vers l'avant, les secondes vers l'arrière ; l'animal peut être étendu sur le sol ou sur une branche, ou pendre suspendu par l'extrémité des pattes antérieures ; sa ressemblance avec une brindille de bois est alors assez frappante. Pendant la nuit, l'animal adopte, lorsqu'il est immobile, une position de repos bien différente, le corps éloigné du support et les trois paires de pattes écartées.

Le contraste chromatique entre les livrées diurnes et nocturnes peut être extrêmement marqué : c'est le cas des animaux à livrée diurne gris clair ou marron clair, qui, à la tombée de la nuit, deviennent noir ébène ou marron noir. Dans d'autres cas la variation est moins importante (animaux jaunes ou beiges devenant marron clair) ou même nulle (animaux verts).

L'ampleur de la variation chromatique dépend directement de la couleur de l'animal, elle-même conditionnée par la nature et les proportions respectives de trois pigments différents contenus dans les cellules hypodermiques. Ces pigments, vert, orangé et brun noir, n'interviennent pas en effet de la même façon dans le changement de couleur physiologique : leur pouvoir de migration est plus ou moins grand et parfois même nul, dans le cas du pigment vert de *Carausius*.

SCHLEIP, en 1911, a décrit avec une grande précision les variations chromatiques périodiques d'animaux appartenant à des types pigmentaires divers : animaux verts, jaunes, bruns, etc. ; de coloration uniforme ou tachetée.

Selon cet auteur il convient de distinguer : 1° Une variété vert pur chez laquelle il n'existe pas de variation périodique ; 2° une variété verte tachée de brun chez laquelle en position d'obscurité les taches brunes s'étalent et s'assombrissent et où le vert lui-même peut tourner au brun ; 3° De nombreuses variétés brunes, où le pigment vert fait complètement défaut à l'examen macroscopique, et que l'on peut subdiviser en deux groupes. D'une part, des animaux jaune brun clair, jaune rouge, chez lesquels on observe des variations du jaune brun clair au jaune rouge foncé, du brun clair au rouge, du brun clair rougeâtre au brun rouge. D'autre part, des animaux brun clair tachetés de brun foncé, chez lesquels on peut distinguer un fond brun clair et un dessin de taches brunes foncées qui, très petites en position de lumière, s'étalent et s'assombrissent à l'obscurité. Dans cette catégorie se rangent des animaux de différentes tonalités, au fond gris clair avec un dessin gris foncé, au fond sépia clair avec un dessin sépia foncé, au fond brun rouge avec un dessin rouge foncé, au fond sépia clair avec un dessin brun rouge.

Ces différentes variétés pigmentaires résultent, comme l'ont montré différents auteurs, d'une adaptation chromatique morphologique, qui s'exerce au cours de la croissance de l'animal. Il est inutile d'entrer ici dans le détail de ces travaux et il suffira de rappeler simplement que, sous l'influence des facteurs externes, d'éclairement, de température, d'état hygrométrique de l'air, de nourriture, les trois pigments hypodermiques sont élaborés en proportion variable.

En fait, en réalisant des conditions d'élevage bien particulières, il est possible d'obtenir des variétés pigmentaires un peu différentes de celles décrites par SCHLEIP. C'est le cas notamment des animaux utilisés dans ce travail, animaux gris clair et brun, sans dessin de taches perceptible macroscopiquement, et dont la couleur du corps est à peu près uniforme. Seule la face ventrale du prothorax, les portions latéro-ventrales du mésothorax et parfois les tergites des 4^e et 5^e segments abdominaux ont une pigmentation légèrement plus claire. Ces animaux présentent des variations chromatiques périodiques très nettes, du gris clair au noir, du marron clair au brun noir. Par le contraste frappant de leurs livrées diurnes et nocturnes, ils constituent un matériel de choix pour l'étude expérimentale de l'adaptation chromatique.

II. — Mouvements pigmentaires dans la cellule hypodermique.

La couleur des téguments du Phasme est due essentiellement à la pigmentation de l'hypoderme. La cuticule, en effet, est dans son ensemble transparente et, mise à part la pigmentation de la base des fémurs des imagoes femelles (fémurs prothoraciques rouges, fémurs mésothoraciques jaunes), on ne peut y déceler que de très faibles quantités d'un pigment brun, réparti en petites taches situées à la partie postérieure des segments, et en auréoles de taille encore plus petite entourant les surélévations sensibles des téguments¹.

Les cellules hypodermiques, par contre, sont extrêmement riches en pigments de nature et de couleur différentes. C'est SCHLEIP, qui, là

1. Ces auréoles relativement peu nombreuses chez les animaux verts et jaunes sont plus abondantes chez les animaux noirs ou bruns, qui possèdent en outre une légère moucheture brune répartie irrégulièrement sur l'ensemble du corps. Les taches s'observent chez toutes les variétés pigmentaires ; elles sont visibles à l'observation directe. Chez les animaux sombres, elles se confondent en position d'obscurité avec la couleur globale de l'animal, mais tranchent nettement sur celle-ci lorsque celui-ci est en position de lumière. La répartition morphologique des taches est constante : sur la face ventrale, les segments abdominaux du 2^e au 7^e portent une tache unique médiane ; sur la face dorsale, les segments abdominaux et parfois thoraciques portent à leur bord postérieur, 2 ou 4 petites taches symétriques.

encore, nous fournit des descriptions précises basées sur des examens microscopiques effectués sur le vivant par l'observation de fragments de tégument, détachés de l'animal, débarrassés des tissus adjacents et placés entre lame et lamelle dans une solution physiologique.

SCHLEIP distingue trois pigments, dont la répartition et les migrations intracellulaires sont bien différentes :



FIG. 1. — Migrations intracellulaires des pigments noirs chez *Carausius morosus*. 1. position diurne (en haut) ; 2. position nocturne (en bas) (d'après JANDA).

1° Un lipochrome vert en grains fins et serrés ¹, qui occupe la portion supérieure, sous-cuticulaire des cellules hypodermiques et ne subit jamais de déplacements au cours de l'adaptation chromatique.

2° Un lipochrome jaune orangé, en grains de taille et de forme assez variables, réparti dans la zone moyenne de la cellule. En adaptation à la lumière, il est réparti en amas supranucléaires, qui s'étalent horizontalement lors de l'adaptation à l'obscurité.

3° Un pigment brun noir ², formé de grains ronds de taille égale. Ce pigment subit d'importants changements périodiques de position.

1. Selon GIESBERG, le pigment vert, insoluble dans les solvants des corps gras, mais soluble dans les solutions salines, n'est pas un lipochrome. Un autre pigment jaune, non décrit par SCHLEIP se trouverait constamment associé au pigment vert et serait identifiable à un lipochrome.

2. Il semblerait, d'après les résultats récents de FUZEAU-BRAESCH, que ce pigment, considéré par les auteurs comme une mélanine, appartiendrait en réalité au groupe des insectorubines ou ommochromes.

Lorsque l'animal est en livrée diurne, il se présente en petits amas de grains serrés, disposés sous les noyaux, à la partie inférieure de la cellule. Au cours de l'adaptation à l'obscurité, il se déplace verticalement, encercle d'abord les noyaux, puis s'étale uniformément à la partie supérieure de la cellule, entourant les zones de pigment orangé, dont l'importance est plus ou moins grande selon la tonalité de l'Insecte.

Les proportions respectives de ces trois pigments varient avec la coloration de l'animal. Les Insectes verts possèdent presque uniquement du pigment vert ; les pigments orangés et bruns sont en quantité si faible qu'ils ne peuvent déterminer de variations périodiques de coloration. Chez les animaux bruns, le pigment vert n'existe plus, ou plutôt a perdu sa coloration verte, car on observe à son emplacement une couche granuleuse grise qui possède la propriété importante de constituer une sorte d'écran lumineux. Les proportions relatives des pigments orangés et brun noir sont variables. Alors que chez les animaux jaunes, les pigments noirs ne sont présents qu'en faible quantité, ce qui explique la couleur relativement claire de la livrée nocturne ; chez les animaux gris ou brun-gris, ils sont au contraire très abondants et les lipochromes peuvent être alors extrêmement réduits. Dans ce cas, la livrée diurne est particulièrement claire ; en effet, lorsqu'ils sont situés à la partie basale des cellules hypodermiques, les pigments sombres ne peuvent intervenir que dans une très faible mesure dans la constitution de la livrée, car la couche réfléchissante proximale de pigment gris arrête la quasi-totalité des rayons lumineux.

CHAPITRE II.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES ANTÉRIEURES

I. — Rôle des facteurs externes dans la variation chromatique.

Une première étape dans la connaissance des mécanismes physiologiques commandant la variation chromatique du Phasme a été réalisée par SCHLEIP, qui, en 1911, par une série d'expériences au cours desquelles il soumettait des animaux, soit à un obscurcissement temporaire diurne, soit à un éclaircissement temporaire nocturne, soit à des conditions permanentes d'éclaircissement ou d'obscurité, a pu mettre en évidence que

les facteurs externes d'éclairement ne commandent pas directement les changements de coloration. Ceux-ci sont sous la dépendance de mécanismes internes, dont la périodicité est calquée sur l'alternance normale du jour et de la nuit, mais qui possèdent une certaine indépendance vis-à-vis de celle-ci.

En effet les modifications artificielles des conditions d'éclairement n'entraînent pas nécessairement une réponse chromatique ; la suppression du crépuscule par un éclairage artificiel inhibe généralement l'obscurcissement nycthéral, mais un éclairage artificiel au cours de la nuit ne provoque que des réponses irrégulières ; de même, un séjour à l'obscurité pendant le jour ou immédiatement après la nuit n'entraîne que rarement un obscurcissement des animaux. D'autre part, la variation chromatique peut continuer à se produire normalement en l'absence des variations d'éclairement : des animaux maintenus à l'obscurité permanente continuent à présenter un rythme chromatique inchangé pendant un temps assez long (ce n'est qu'au bout d'un mois environ qu'on note une diminution d'ampleur et de durée de l'éclaircissement) ; soumis à des conditions d'éclairement permanent, les animaux se comportent différemment et gardent continuellement une livrée diurne. Selon SCHLEIP, la lumière et l'obscurité ne sont pas des excitants équivalents, et c'est peut être la lumière seule qu'il convient de considérer comme un excitant.

D'autres facteurs externes peuvent-ils provoquer la variation chromatique ? Bien que SCHLEIP n'ait pu obtenir de réponses significatives dans ses quelques expériences de variation artificielle de la température et de l'humidité de l'air, il semble, d'après les résultats obtenus par GIERBERG (1928), que ces différents facteurs peuvent également induire l'apparition de changements de coloration importants. Ainsi, une forte humidification de l'air ambiant (supérieure à 90 % d'humidité relative) entraîne, en 1/2 heure à 3/4 d'heure, l'assombrissement des animaux ; l'air sec provoque en une à deux heures un éclaircissement notable. La chaleur entraîne l'éclaircissement, le froid l'assombrissement.

Les différents facteurs externes : éclairage, état hygrométrique de l'air, température, n'ont pas une importance équivalente. En combinant deux à deux des facteurs d'action opposée, comme, par exemple, la lumière et une forte humidité, le froid et la sécheresse, GIERBERG a constaté que l'état hygrométrique de l'air, agissant en sens inverse des

conditions d'éclairement, prédomine sur celles-ci, et que la température, à son tour, exerce une influence prédominante par rapport à l'état hygrométrique de l'air. Notons que, dans ces dernières expériences, les réponses chromatiques des animaux sont notées par GIERBERG seulement 24 heures après la modification des conditions ambiantes.

D'autres facteurs auraient également une certaine influence, ainsi l'anesthésie par l'éther, une injection d'eau distillée, l'absorption d'eau par l'animal, entraîneraient l'assombrissement. Selon JANDA, le gaz carbonique provoquerait également un assombrissement qui, cependant (ATZLER), ne pourrait se réaliser qu'une fois l'animal remis en présence d'oxygène.

Quelles sont les voies de transmission des excitations ?

La lumière agit incontestablement par l'intermédiaire des yeux, et ne peut, selon GIERBERG, être perçue par les téguments, puisque les animaux aveuglés deviennent insensibles au facteur lumineux ; SCHLEIP, cependant, déduit de la persistance d'une rythmicité normale du comportement chez les animaux aveuglés, la possibilité d'une perception de la lumière par l'hypoderme.

Les excitations provoquées par les modifications d'état hygrométrique ne peuvent, comme l'a montré ATZLER, être perçues par les poils sensoriels tégumentaires, mais proviennent de l'air inspiré par les stigmates. Ces excitations se transmettent par la chaîne nerveuse ventrale, dont une section antérieure au lieu d'excitation suspend la réponse chromatique (GIERBERG) ; la région céphalique, probablement par la bouche ou les mandibules, semble également capable de percevoir ces variations ; l'assombrissement peut être obtenu par la présence de la tête seule en chambre humide (ATZLER) ; en ce cas, une section de la chaîne ventrale, effectuée en arrière de la tête, n'empêche pas la réaction chromatique de se produire (GIERBERG, JANDA). L'absorption d'eau par voie buccale est capable d'induire également l'assombrissement des animaux.

II. — Nature endocrine du contrôle des mouvements pigmentaires.

La nature endocrine du contrôle des migrations pigmentaires a été démontrée par GIERBERG en 1928, par l'expérience suivante, simple et élégante : des animaux clairs sont ligaturés et disposés en sorte que la moitié postérieure du corps se trouve dans une chambre humide, la

moitié antérieure dans l'air ambiant ; ainsi, l'influence excitante de l'humidité de l'air ne s'exerce que dans la partie postérieure du corps. Au bout d'un temps assez court, on peut noter l'assombrissement caractéristique, mais, fait significatif, il ne s'observe que dans la partie du corps antérieure à la ligature. Deux voies différentes de transmission ont donc été mises en jeu : la voie de transmission de l'excitation a persisté malgré la ligature, ce ne peut être qu'une voie nerveuse, la voie de réponse à l'excitation a été arrêtée par la ligature, ce ne peut être qu'une voie humorale. L'excitation a été conduite par la chaîne nerveuse ventrale jusqu'au cerveau puis transmise à une formation endocrine qui a libéré dans le sang une substance agissant sur les cellules pigmentaires. Cette formation endocrine est localisée dans la tête, car l'assombrissement antérieur à la ligature persiste lorsque celle-ci est posée dans la région



FIG. 2. — Expérience de GIERBERG mettant en évidence la nature humorale du contrôle des changements de coloration chez les Phasmes : des excitations nerveuses provenant de la partie postérieure du corps située dans la chambre humide, sont transmises à la région céphalique et déclenchent la sécrétion d'une substance qui ne peut diffuser dans la partie postérieure du corps en raison de la ligature (d'après GIERBERG).

du cou. On peut montrer que la transmission des excitations se fait par la chaîne nerveuse ventrale car une section de celle-ci suspend les réponses à des excitations postérieures au niveau de section.

Signalons brièvement que, malgré sa démonstration incontestable d'un contrôle endocrine des mouvements pigmentaires, GIERBERG rapporte néanmoins quelques cas de réponses strictement localisées, qu'il explique par la possibilité d'une action directe sur les cellules pigmentaires de certains facteurs, osmotiques, de pression, de lésion et surtout de température. L'exemple le plus frappant est fourni par une expérience dans laquelle un animal introduit sous une série d'arceaux où passe alternativement un courant d'eau à 32° et un courant d'eau à 12°, présente une alternance d'anneaux clairs et sombres correspondant aux arceaux d'eau chaude et froide. L'existence de ces réactions locales est contestée, dans certains cas tout au moins, par ATZLER qui observe en réponse à des excitations de pression et de lésion, non un assombrissement localisé, mais un assombrissement de tout le corps commençant

par la tête. Il sera montré plus loin, que des réactions locales peuvent être observées effectivement dans certains cas, mais qu'elles s'expliquent non par une action directe des excitants sur l'effecteur, dont GIERBERG lui-même admet qu'elle ne peut s'exercer en l'absence du sang, mais par une faible sécrétion non céphalique de substance pigmentaire.

La nature endocrine de la commande des changements de coloration nycthémeraux a été confirmée par JANDA au cours d'expérience de ligature et de greffes réalisées de 1934 à 1936. Après ligature, les variations

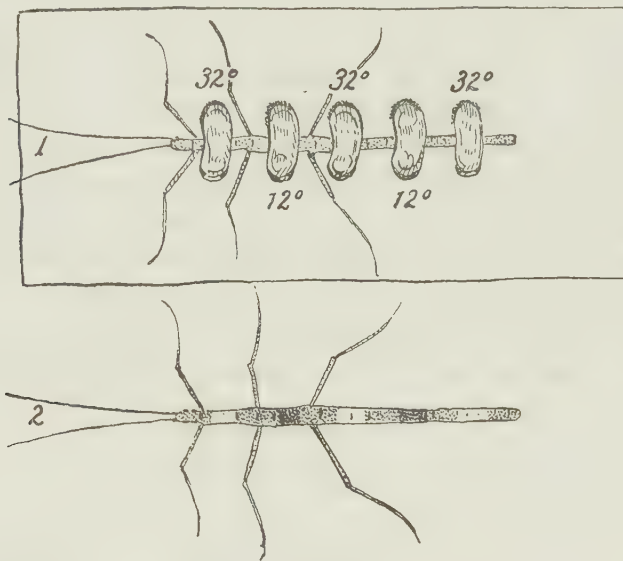


FIG. 3. — Expérience de GIERBERG montrant la possibilité de réponses localisées des pigments à certains facteurs externes : le corps de l'animal placé sous une série d'arceaux d'eau chaude et froide présente une striation correspondante de bandes claires et sombres (d'après GIERBERG).

chromatiques périodiques se déroulent normalement dans la partie antérieure du corps, alors que la partie postérieure à la ligature reste définitivement claire ; des fragments de tégument, séparés des tissus sous-jacents et libérés par conséquent de toute connection nerveuse continuent à présenter, après réimplantation sur le donneur ou sur un hôte différent, des variations synchrones de celles du porte-greffe ; on peut même observer un synchronisme dans les réactions des greffons et des porte-greffe lorsque l'on réimplante la partie antérieure du corps, tête et prothorax, après une séparation complète du reste du corps.

Les recherches histologiques de SCHLEIP (1915) concernant l'innervation de l'hypoderme permettent d'apporter un appui supplémentaire

à l'hypothèse endocrine. Par des colorations vitales au bleu de méthylène, cet auteur montre en effet que les cellules hypodermiques ne sont pas innervées ; les fins filets nerveux de la région tégumentaire aboutissent tous à des cellules sensorielles dont le prolongement périphérique se termine dans un poil sensoriel situé au sommet d'un mamelon cuticulaire.

III. — Hypothèses relatives au lieu de sécrétion de l'hormone pigmentaire.

Des essais d'identification du lieu de sécrétion de l'hormone pigmentaire ont été faits par GIERBERG (1928) et son élève ATZLER (1930) et, dans une certaine mesure également, par JANDA ; mais ces auteurs obtenant à la suite de leurs interventions opératoires, des répercussions totalement différentes sur l'adaptation chromatique (résultats exposés dans le tableau ci-dessous) ont avancé des hypothèses contradictoires. Selon GIERBERG, le ganglion frontal représente un centre d'excitabilité au fonctionnement duquel sont soumis soit les *corpora allata* soit le ganglion aortique (*corpora cardiaca*), lieux de sécrétion de la substance pigmentaire. Selon ATZLER, le centre nerveux régulateur se trouve dans

Intervention opératoire	Expérimentateur	Résultat de l'intervention
		<i>Adaptation chromatique :</i>
Section des connectifs cérébro-frontaux	GIERBERG	interrompue
	ATZLER	persistante
Ablation du ganglion frontal	GIERBERG	persistante
	ATZLER	persistante
Section du nerf récurrent	GIERBERG	persistante
Ablation des <i>corpora cardiaca</i> , <i>corpora allata</i>	ATZLER	persistante
Ablation des <i>corpora allata</i>	JANDA	persistante
Section des lobes optiques	ATZLER	persistante
Ablation du cerveau	GIERBERG	persistante
	JANDA	interrompue
Arrachement des antennes	ATZLER	interrompue
Section du tritocérébron (deuto + trito)	ATZLER	interrompue
Section longitudinale du cerveau	ATZLER	persistante
Section entre le cerveau et le ganglion sous-œsophagien	GIERBERG	persistante
Ablation du ganglion sous-œsophagien	JANDA	persistante
Section de la chaîne ventrale	JANDA	persistante

le tritocérébron, le lieu de sécrétion de la substance régissant les changements de coloration morphologiques et physiologiques, doit être une formation glandulaire non identifiée, située dorsalement au ganglion frontal et qui se trouve détruite lors des expériences d'arrachement des antennes.

Le problème du lieu de sécrétion de la substance pigmentaire restant irrésolu je me suis attachée à lui apporter une réponse. Pour ce faire, j'ai utilisé essentiellement la technique d'injection d'extraits, qui n'avait jamais été utilisée jusque là dans l'étude de l'adaptation chromatique des Insectes¹, et la technique d'ablation d'organes, m'astreignant à recommencer, tout d'abord, dans des conditions techniques permettant une plus grande précision, les expériences d'ablation des principaux organes glandulaires et nerveux de la région cephalique. Les interventions opératoires des auteurs, effectuées le plus souvent au travers des téguments, ne permettaient pas d'éviter les tiraillements et comportaient nécessairement une certaine imprécision; de plus, ceux-ci vérifiaient souvent la persistance de l'adaptation chromatique en soumettant les animaux, pendant le jour, aux excitations de la chambre humide; j'ai cru préférable d'apprécier la persistance de l'adaptation chromatique au maintien de variations nycthémerales régulières à la suite des interventions.

CHAPITRE III.

NOTIONS ANATOMIQUES SUCCINTES

Les interventions opératoires effectuées sur *Carausius morosus* ont porté sur un nombre assez élevé d'organes glandulaires et nerveux, de nerfs et de connectifs nerveux principalement céphaliques. Les voies d'accès, généralement aisées, ont réservé cependant, parfois, d'assez grosses difficultés. Pour faciliter l'exposé ultérieur des techniques opératoires, il sera utile de donner ici quelques brèves notions anatomiques.

1. KALMUS, en 1937, a fait quelques essais d'injection d'extraits de tête entière, mais n'a pu observer aucune réaction.

I. — Morphologie externe, endosquelette.

Carausius morosus est un Insecte aptère, uniquement femelle dans les élevages européens, (la reproduction s'effectue par parthénogenèse).

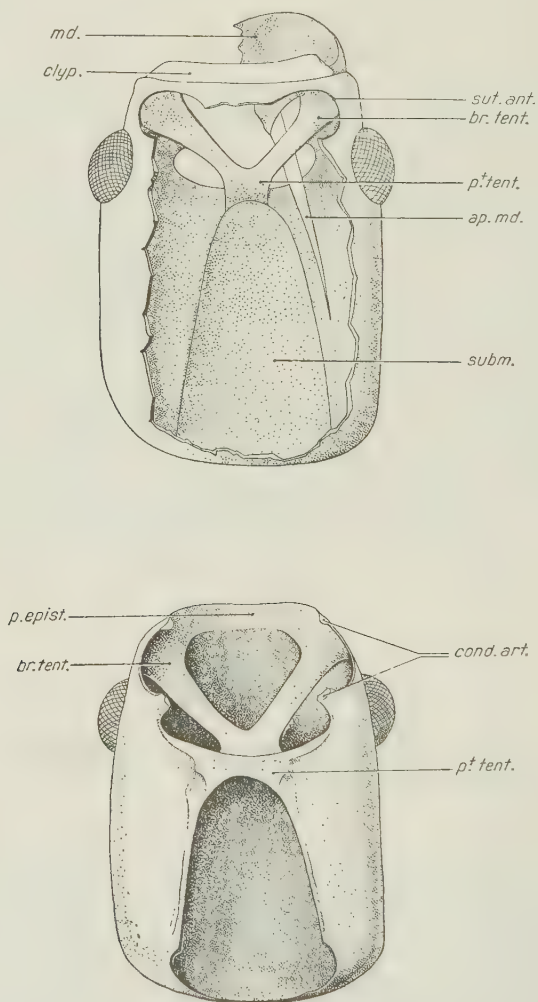


FIG. 4. — Endosquelette. I : vue ventrale ; II : vue dorsale.

ap. md. : apodème mandibulaire ; *br. tent.* : bras tentorial ; *clyp.* : clypéus ; *cond art.* : condyle articulaire ; *md.* : mandibule ; *pt. épist.* : pont épistomal ; *pt. tent.* : pont tentorial ; *sub.* : submentum ; *sut. ant.* : suture antennaire.

Son corps est allongé, cylindrique, de section à peu près uniforme d'une extrémité à l'autre. Le prothorax est court, le métathorax et surtout le

mésothorax sont assez allongés ; la tête et le thorax représentent environ la moitié de la longueur totale de l'animal.

La tête, de type prognathe, est fortement aplatie dans le sens dorso-ventral, assez étirée dans le sens antéro-postérieur et pourvue d'une face ventrale presque aussi étendue que la face dorsale. Les pièces buccales sont antérieures : la submentum très allongé forme la partie médiane ventrale du plancher céphalique.

La position de l'endosquelette est essentiellement antérieure : un pont tentorial étroit situé au-dessus du mentum ferme ventralement et tout à fait antérieurement la capsule céphalique ; il est relié par deux bras tentoriaux antérieurs divergents et presque verticaux au pont épistomal qui renforce intérieurement la suture clypéale située à la partie dorsale antérieure de la tête. Il résulte de ces dispositions que le trajet du tube digestif est sensiblement parallèle à l'axe du corps et que les centres nerveux : cerveau et ganglion sous-œsophagien sont également parallèles à la surface du corps et presque immédiatement sous-jacents à celle-ci, disposition anatomique particulièrement favorable au point de vue opératoire.

II. — Système nerveux central.

Le cerveau est situé dans la moitié antérieure de la capsule céphalique sous le tégument dorsal. L'absence complète de courbure de la tête entraîne une orientation non pas verticale mais horizontale du cerveau et a pour conséquence une disposition inversée des centres cérébraux : les lobes deuto et tritocérébraux se trouvent en position antérieure, les centres protocérébraux, qui forment la plus grande partie du cerveau, en position postérieure. Les lobes optiques sont situés un peu plus profondément entre le bord latéro-ventral du protocérébron et l'œil ; il n'existe pas de nerfs optiques.

De la partie antéro-dorsale des lobes deutocérébraux partent les nerfs antennaires. Du tritocérébron émergent, dorsalement, les connectifs cérébro-frontaux, les nerfs labiaux et les nerfs tégumentaires qui innervent les muscles antennaires, ventralement le collier péri-œsophagien, la commissure tritocérébrale et une paire de nerfs sur la signification desquels nous reviendrons plus loin. Le collier péri-œsophagien et la commissure tritocérébrale, qui lui est accolée dans sa partie proximale, suivent d'abord un trajet dorso-ventral, le long des parois latérales du

pharynx, à l'intérieur des bras tentoriaux antérieurs ; ceci les amène à la face ventrale du pharynx, un peu en avant du pont tentorial. A ce niveau, la commissure tritocérébrale se sépare du collier péri-œsophagien et contourne transversalement le pharynx. Le collier péri-œsophagien prend un trajet légèrement oblique, passe au-dessous du pont ten-

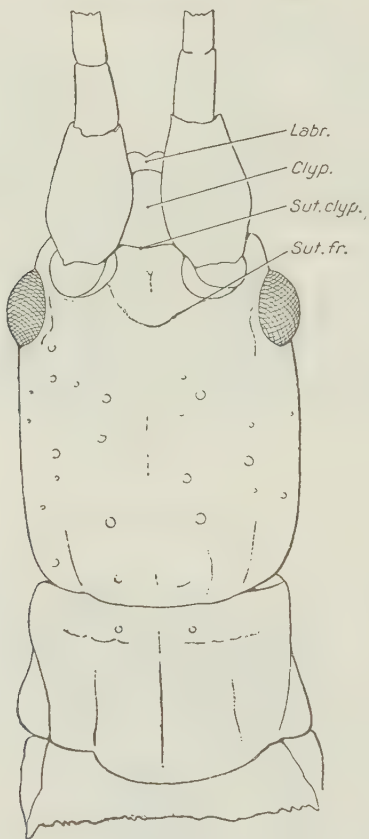


FIG. 5. — Tête et prothorax. Vue externe dorsale.

Clyp. : clypeus ; *Labr.* : labre ; *Sut. clyp.* : suture clypéale ; *Sut. fr.* : suture frontale.

torial et atteint le ganglion sous-œsophagien, situé en arrière du pont tentorial, et séparé de la face ventrale par deux troncs trachéens médians et les canaux salivaires. De la partie antérieure du ganglion sous-œsophagien émergent les nerfs mandibulaires accolés dans leur partie proximale au collier péri-œsophagien, les nerfs maxillaires et deux fins nerfs hypopharyngiens ; du milieu environ de sa face ventrale partent les nerfs labiaux et les nerfs salivaires postérieurs qui vont s'accoler aux

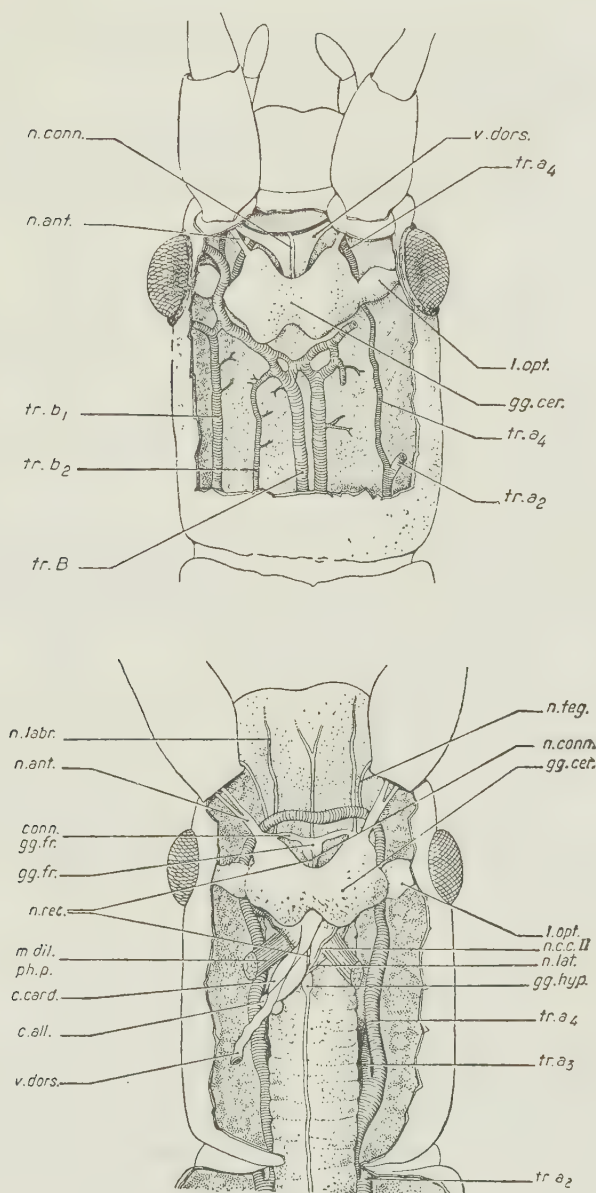


FIG. 6. — Anatomie générale de la région céphalique. Vue dorsale superficielle et profonde.

c. all. : corpora allata ; *c. card.* : corpora cardiaca ; *conn. gg. fr.* : connectifs cérébro-frontaux ; *gg. cér.* : ganglions cérébroïdes ; *gg. fr.* : ganglion frontal ; *gg. hyp.* : ganglion hypocérébral ; *l. opt.* : lobes optiques ; *m. dil. ph. p.* : muscles dilateurs pharyngiens postérieurs ; *n. ant.* : nerf antennaire ; *n. c. c. II* : nervi corporis cardiaci II ; *n. conn.* : nervus connectivus ; *n. labr.* : nerf labral ; *n. lat.* : nerf latéral (nervi corporis cardiaci III) ; *n. rec.* : nerf récurrent ; *n. teg.* : nerf tégumentaire ; *v. dors.* : vaisseau dorsal ; *tr.* : trachées.

canaux salivaires. Des connectifs épais et courts relient le ganglion sous-œsophagien au ganglion prothoracique situé sous le prosternum au niveau des pattes prothoraciques.

Les ganglions méso et métathoraciques sont situés à la partie postérieure des segments correspondants. Leurs connectifs sont très longs. Le premier ganglion abdominal est accolé au ganglion métathoracique, six autres ganglions régulièrement espacés lui font suite.

Un fait intéressant à signaler est l'existence de fins rameaux nerveux pairs qui semblent doubler les connectifs thoraciques de la chaîne ventrale. Ils émergent des ganglions et y pénètrent, au voisinage des connectifs thoraciques, et sont même antérieurement accolés à ceux-ci à l'émergence du ganglion sous-œsophagien. De ces doubles connectifs, partent une ou deux paires de rameaux latéraux qui innervent les glandes salivaires et les muscles thoraciques.

Le « système sympathique impair » des nerfs médians est bien développé : du bord postérieur dorsal du ganglion sous-œsophagien part un très fin nerf médian qui se prolonge contre le tube digestif jusqu'au ganglion prothoracique dans lequel il pénètre ; il émet deux rameaux latéraux qui s'anastomosent partiellement avec les rameaux latéraux issus des doubles connectifs prothoraciques. Les nerfs médians issus des ganglions thoraciques ne semblent pas se prolonger d'un ganglion au suivant. Le nerf médian prothoracique se ramifie peu après son émergence, les nerfs méso et métathoraciques se ramifient immédiatement après leur émergence. Les rameaux pairs auxquels ils donnent naissance innervent les stigmates des segments correspondants.

III. — Système nerveux sympathique.

Le ganglion frontal est situé sur la ligne médiane, un peu en avant des lobes tritocérébraux, d'où partent les connectifs cérébro-frontaux. Il est masqué par la paroi antéro-dorsale de l'aorte. Celle-ci s'ouvre ventralement au niveau du cerveau et s'épanouit en une large voûte dorsale, terminée par un mince arc musculaire transversal, inséré de part et d'autre sur les sutures antennaires. Selon l'état de contraction ou de relâchement de ce muscle, le ganglion frontal est complètement masqué ou partiellement apparent. Le *nervus connectivus* qui relie la partie antéro-médiane du cerveau au ganglion frontal passe au-dessus de l'aorte et plonge le long de son bord antérieur pour atteindre le ganglion frontal.

Du ganglion frontal part un nerf récurrent dont la partie proximale se situe à l'intérieur de l'aorte ; en arrière du cerveau, il quitte celle-ci et se renfle bientôt en un ganglion hypocérébral relié par plusieurs petits troncs nerveux aux *corpora cardiaca*. Du ganglion hypocérébral émergent deux paires de nerfs latéraux innervant le pharynx et un nerf œsophagien médian qui se rend au ganglion stomacal situé à la partie postérieure du mésothorax.

IV. — Formations endocrines rétro-cérébrales.

A. — CORPORA CARDIACA ET CORPORA ALLATA.

Les *corpora cardiaca* forment au niveau du ganglion hypocérébral deux épaississements ventro-latéraux de la paroi aortique, aisément discernables grâce à leur teinte bleutée. A leur extrémité postérieure sont appendus deux petits corps allates de forme arrondie. La disposition et l'innervation de ces organes endocrines ont déjà été décrites par de nombreux auteurs, PFLUGFELDER (1937), HANSTRÖM (1941), NYST (1942), CAZAL (1948), BOISSON (1949), et ont donné lieu à quelques interprétations contradictoires. Selon PFLUGFELDER les *corpora cardiaca* sont uniquement innervés par une paire de nerfs cérébraux dont l'émergence se situe à la partie antéro-médiane du protocérébron ; une deuxième paire de nerfs, issus des parties latérales du protocérébron, longerait, selon cet auteur, la partie ventrale des *corpora cardiaca* et assurerait l'innervation directe des *corpora allata*. Un tel type d'innervation s'oppose aux dispositions généralement décrites chez les Insectes et les auteurs ultérieurs, HANSTRÖM et CAZAL, ont apporté une modification à ce point de vue en montrant que la deuxième paire de nerfs protocérébraux (*nervi corporis cardiaci* II de HANSTRÖM) innerve également les *corpora cardiaca*, et n'envoie qu'un fin rameau direct aux *corpora allata*. Les dispositions sembleraient donc typiques : les *nervi corporis cardiaci* I dont les neurones d'origine sont situés dans la *pars intercerebralis* émergent de la partie protocérébrale médiane antérieure, longent intérieurement la paroi de l'aorte et pénètrent dans les *corpora cardiaca* au niveau du tiers antérieur de ces organes. Les *nervi corporis cardiaci* II proviennent des parties latérales moyennes du protocérébron, passent en avant des muscles dilatateurs pharyngiens dorsaux et atteignent les *corpora cardiaca* approximativement au même point que les *nervi corporis*

carciaci I auxquels ils s'unissent parfois. Mes propres observations ont confirmé ces vues, mais ont permis, de plus, la mise en évidence du fait curieux de l'existence d'une troisième paire de *nervi corporis cardiaci* qui avait échappé à l'observation de tous les auteurs à l'exception de NYST ; une description détaillée en sera fournie dans un chapitre ultérieur (voir pp. 161-4).

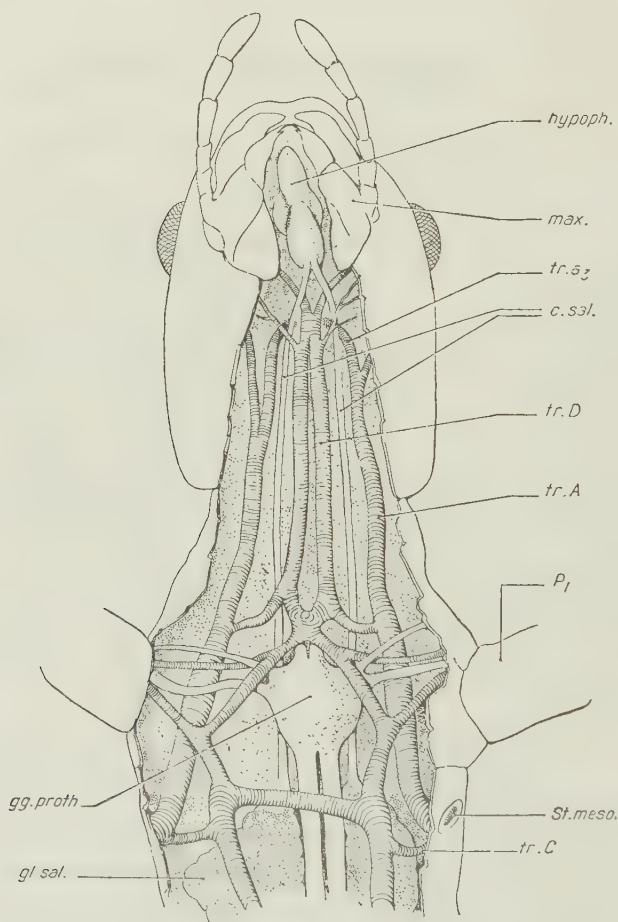


FIG. 7. — Anatomie générale de la région céphalique et prothoracique. Vue ventrale superficielle.

c. sal. : canaux salivaires ; *gg. proth.* : ganglion prothoracique ; *gl. sal.* : glandes salivaires ; *hypoph.* : hypopharynx ; *max.* : maxilles ; *P₁* : patte prothoracique ; *St. méso.* : stigmate mésothoracique ; *tr.* : trachées.

B. — GLANDES VENTRALES ET PÉRICARDIALES.

Il faut mentionner encore deux formations glandulaires spécifiquement larvaires puisqu'elles dégèrent dès la mue imaginale : ce sont les glandes ventrales et les glandes péricardiales.

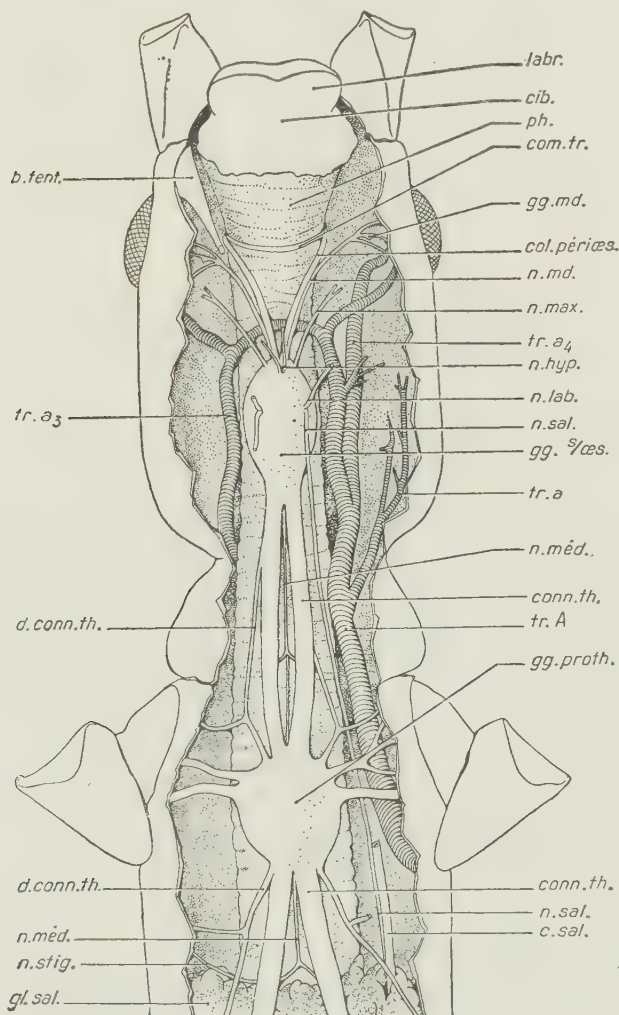


FIG. 8. — Anatomie générale de la région céphalique et prothoracique. Vue ventrale profonde.

b. tent. : bras tentorial ; *c. sal.* : canal salivaire ; *cib.* : cibarium ; *col. périœs.* : collier péri-œsophagien ; *com. tr.* : commissure tritocérébrale ; *conn. th.* : connectif thoracique ; *d. conn. th.* : double connectif thoracique ; *gg. md.* : ganglion mandibulaire ; *gg. proth.* : ganglion prothoracique ; *gg. s/œs.* : ganglion sous-œsophagien ; *gl. sal.* : glande salivaire ; *labr.* : labre ; *n. hyp.* : nerf hypopharyngien ; *n. lab.* : nerf labial ; *n. max.* : nerf maxillaire ; *n. md.* : nerf mandibulaire ; *n. méd.* : nerf médian ; *n. sal.* : nerf salivaire ; *n. stig.* : nerf stigmatique ; *ph.* : pharynx ; *tr.* : trachées.

Les glandes péricardiales sont accolées à la portion céphalique postérieure du vaisseau dorsal. Leur signification endocrine a été discutée en raison de confusions qui ont été faites, chez d'autres espèces, entre glandes péricardiales et cellules péricardiales. Il semble que, chez le Phasme, il s'agisse bien de formations glandulaires, comme le pensait PFLUGFELDER. Leur aspect histologique présente d'ailleurs une grande similitude avec celui des glandes ventrales.

Les glandes ventrales se présentent comme des bandelettes plus ou moins irrégulièrement ramifiées, situées contre la paroi céphalique ventrale, entre les grosses masses musculaires mandibulaires et les connectifs de la chaîne nerveuse ventrale.

V. — Système trachéen.

Une bonne connaissance du système trachéen céphalique et prothoracique est nécessaire car il convient d'éviter, lors des interventions opératoires, de léser les troncs les plus importants, non nécessairement par leur taille, mais par la nature et le nombre des organes qu'ils desservent. Ce système sera donc décrit avec quelques détails.

La première paire de stigmates est mésothoracique ; elle s'ouvre à l'avant de l'épisternite mésothoracique, juste en arrière des pattes prothoraciques. De cette première paire de stigmates partent une paire de troncs postérieurs C et deux paires de gros troncs antérieurs, l'un latéral profond A, l'autre médian dorsal B ; Une quatrième paire D de troncs médians ventraux, de calibre plus fin, s'anastomose à la fois avec le tronc postérieur C et le tronc antérieur A. La région prothoracique est donc parcourue essentiellement par une paire de troncs ventraux médians D, une paire de troncs profonds latéraux A et une paire de troncs dorsaux médians B. Les troncs A et B donnent naissance, peu avant leur pénétration dans la capsule céphalique, à plusieurs gros troncs latéraux $a1$, $a2$, $b1$, $b2$, qui assurent la trachéisation des masses musculaires mandibulaires. Au premier quart environ de leur parcours céphalique, les troncs A se partagent en deux paires de troncs importants $a3$ et $a4$ qui longent le tube digestif.

Le système trachéen céphalique présente donc une sorte de symétrie dorso-ventrale et comprend essentiellement deux paires de troncs médians superficiels D (ventraux), B (dorsaux) et deux paires de troncs profonds latéraux $a3$ et $a4$ qui se terminent en fer à cheval, ventralement et dorsalement par rapport au tube digestif, la première en avant du ganglion sous-œsophagien, la seconde en avant du cerveau.

Les troncs $a3$ trachéisent essentiellement la partie antérieure du tube digestif.

Les troncs *a4*, plus gros, passent le long du cerveau, sous les lobes optiques et les nerfs antennaires, et s'unissent en avant du ganglion frontal. Ils envoient de nombreux et volumineux rameaux collatéraux aux yeux, aux lobes optiques, au cerveau, au système nerveux sympa-

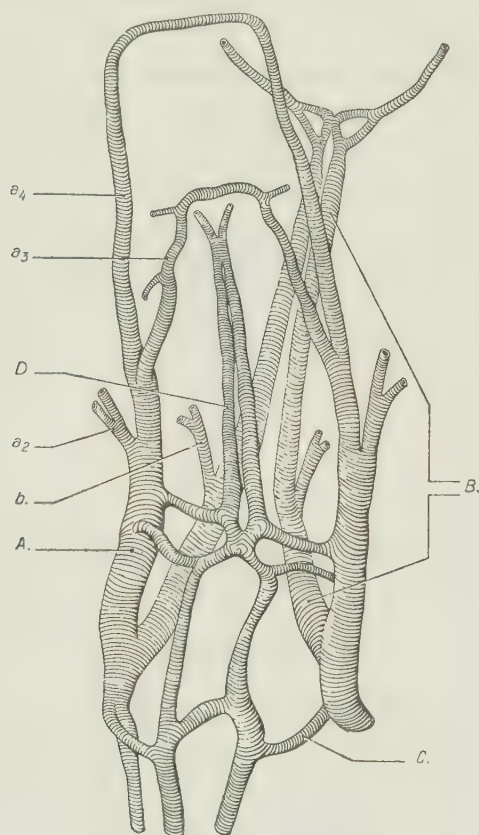


FIG. 9. — Vue d'ensemble du système trachéen céphalique et prothoracique.

A : troncs trachéens latéro-ventraux ; — B : troncs trachéens médio-dorsaux ; — C : troncs trachéens postéro-ventraux ; — D : troncs trachéens médio-ventraux.

thique, aux *corpora cardiaca* et aux *corpora allata*, organes dont ils assurent l'entière trachéisation. Ce sont donc des troncs extrêmement importants qu'il convient de respecter lors des interventions opératoires.

Les troncs superficiels dorsaux médians B ont beaucoup moins d'importance car ils desservent uniquement le corps gras et les antennes. Ils s'accolent en arrière du cerveau par la partie antérieure de deux petits triangles qu'ils forment autour des muscles dilatateurs pharyn-

giens, puis suivent approximativement le contour du cerveau. Une telle disposition est gênante lors des interventions portant sur le cerveau. Les lésions peuvent être généralement évitées ; si elles se produisent néanmoins, elles ne présentent heureusement pas de véritable gravité puisque ce sont les troncs *a3* qui trachéisent les organes céphaliques les plus importants.

Les troncs D médians ventraux passent sous le ganglion sous-œsophagien et fusionnent en avant de celui-ci. Ils assurent la trachéisation des pièces buccales : labium, hypopharynx, maxilles et mandibules, et la totalité de la trachéisation du ganglion sous œsophagien. Ce sont donc des troncs d'une grande importance vitale. Je me suis efforcée de les respecter au cours des interventions portant sur le ganglion sous-œsophagien ; on peut y parvenir en les écartant latéralement pour accéder au ganglion sous-œsophagien qu'ils recouvrent.

CHAPITRE IV.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

I. — Matériel.

Nous avons vu précédemment que les variations chromatiques nycthémerales des Phasmides peuvent être plus ou moins prononcées selon la couleur de l'animal, elle-même fonction des conditions d'élevage. Il y a évidemment intérêt dans une étude expérimentale de l'adaptation chromatique, où l'évaluation des stades est nécessairement un peu subjective, à utiliser le matériel chez lequel ce phénomène se présente avec le maximum de netteté ; tel est le cas des animaux noirs, chez lesquels les pigments vert et orangé n'existent qu'en quantité réduite et où le changement de coloration périodique est particulièrement marqué, allant d'une livrée diurne gris clair à une livrée nocturne noire. Des animaux de ce type pigmentaire ont donc été choisis comme matériel d'expérience. La recherche des conditions d'élevage permettant leur obtention en proportion importante a donné lieu d'abord à divers essais plus ou moins infructueux (fond noir, fond coloré, obscurité), mais ensuite de très bons résultats ont pu être obtenus par l'utili-

sation simultanée de l'obscurité et d'une température assez élevée (25°)¹; 100 pour 100 des animaux élevés dans ces conditions sont gris-noirs. L'élevage des animaux s'est donc fait jusqu'à la mue imaginale ou pré-imaginale, dans une étuve obscure à 25° ; ensuite les animaux sont retirés de l'étuve et gardés dans le laboratoire, où, soumis aux variations d'éclairement nycthémerales normales, en même temps qu'à de légères variations périodiques de température (léger refroidissement nocturne),

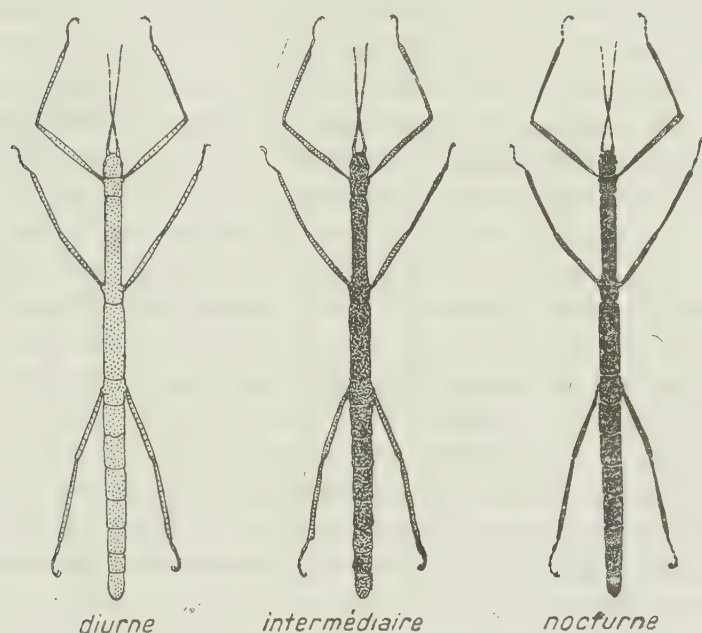


FIG. 10. — Les variations chromatiques chez *Carausius morosus*. Livrée diurne, intermédiaire et nocturne.

ils présentent un rythme chromatique régulier, condition indispensable pour une expérimentation valable. Les différentes expériences et surtout les ablations, dont les répercussions doivent être observées pendant plusieurs jours consécutifs, sont toujours effectuées sur des animaux adultes, de préférence dans la période de quinze jours à trois semaines qui sépare la mue imaginale du début de la ponte. Les larves sont à écarter car, en dehors de leur taille plus petite, elles présentent l'inconvénient d'interrompre leur variation chromatique au moment de la

1. TOUMANOFF, en 1926, notait que le maintien des animaux à l'obscurité ne suffisait pas pour obtenir une mélanisation : en comparant deux élevages parallèles, l'un à $5-12^{\circ}$, l'autre à $32-37^{\circ}$ il concluait à une inhibition de la réaction mélanogène sous l'action d'une température basse. J'ai pu observer également une absence de noircissement chez des animaux maintenus à une température peu élevée (supérieure cependant à 12°) ; celui-ci par contre se réalise pleinement à partir d'une température de 25° .

mue. Les imagos en ponte sont également, moins favorable, car leur variation chromatique est parfois moins marquée (éclaircissement diurne plus faible), parfois moins régulière. De toute façon la régularité du rythme chromatique des animaux à opérer est toujours soigneusement vérifiée durant les quelques jours qui précèdent l'opération par des examens diurnes et crépusculaires.

Une variation chromatique typique comprend une livrée diurne gris clair qui s'assombrit progressivement au crépuscule et se transforme peu après le coucher du soleil en une livrée nocturne noir ébène, persistant généralement pendant toute la nuit. On peut distinguer aisément au cours de l'adaptation crépusculaire et également dans différentes circonstances expérimentales, cinq états pigmentaires différents. Ces différents stades chromatiques, allant de la livrée diurne la plus claire à la livrée nocturne la plus foncée, ont été désignés par des chiffres de 1 à 5. Ce sont : le gris clair (1), le gris moyen (2), le gris foncé (3), le gris-noir (4), et le noir (5). Les stades 1 et 2 (gris clair et gris moyen) correspondent à l'état diurne. Le stade 5 (noir) représente l'état d'adaptation crépusculaire. Le 4 (gris-noir) est une adaptation à l'obscurité assez prononcée mais non maximale. Le 3 (gris foncé) représente un stade intermédiaire.

L'appréciation de l'état chromatique des animaux se fait à l'œil nu, en évitant les éclairages trop forts. Bien qu'il soit facile, avec quelque habitude, de reconnaître les cinq stades de l'échelle chromatique adoptée, une bonne reproduction de ces stades est malaisée, et seule sera donnée ici la représentation des trois stades principaux : gris clair, état diurne ; gris foncé, état intermédiaire ; noir, état nocturne (voir planche I).

Au cours des différentes expériences réalisées, n'ont été considérés comme significatifs que les assombrissements équivalant au minimum au stade 3, gris foncé (assombrissement moyen). Un passage au stade 4 a été considéré comme un assombrissement fort, un passage au stade 5 comme un assombrissement très fort ou maximum.

II. — Techniques utilisées.

A. — ABLATIONS D'ORGANES.

Les ablations d'organes sont généralement aisées chez les Phasmides en raison de la grande taille et de la robustesse des animaux. Elles

s'effectuent sous loupe binoculaire, sur des animaux anesthésiés à l'éther et maintenus par deux élastiques sur le liège d'une cuvette à dissection remplie de solution de Ringer. Les téguments sont incisés, au moyen de fragments de lame de rasoir montés sur des porte-aiguilles, suivant trois côtés d'un carré ou d'un rectangle ; le quatrième côté sert de charnière au volet ainsi découpé ; il est rabattu sur les téguments et maintenu par un élastique. L'opération terminée, le volet est refermé et l'animal essoré au moyen de papier joseph ; il n'est pas nécessaire de recouvrir les zones d'incision tégumentaire d'un enduit protecteur car elles se recollent rapidement d'elles-mêmes. L'ouverture de la boîte crânienne est parfaitement supportée et n'entraîne aucune mortalité.

Les instruments servant aux opérations sont essentiellement des pinces d'horloger et des pinces-ciseaux d'ophtalmologiste ; ils sont préalablement passés à l'alcool absolu et rincés à l'eau distillée.

Après l'intervention, l'état chromatique des animaux opérés est observé régulièrement de jour et de nuit pendant plusieurs jours consécutifs. Les réponses significatives sont surtout celles que l'on obtient le premier et le deuxième soir après l'intervention car, à partir du troisième ou du quatrième jour, la réponse chromatique à l'obscurité peut être perturbée par un mauvais état général des animaux, résultant de l'intervention elle-même (organe vitalement indispensable supprimé), ou du traumatisme qu'elle a provoqué (lors par exemple d'une ablation de la commissure tritocérébrale, organe situé profondément sous les pièces buccales et dont l'accès nécessite des lésions considérables). L'affaiblissement de la réaction crépusculaire peut provenir alors, non d'une déficience de la sécrétion de la substance chromative, mais d'une mauvaise diffusion de celle-ci, ou, dans certains cas tout au moins, d'une altération tardive de la capacité de réaction de l'effecteur.

Une altération passagère de l'adaptation chromatique est également dépourvue de signification si elle s'accompagne d'un retour à la normale, car de tels faits se produisent parfois chez des animaux normaux.

En conclusion, ce qui importe essentiellement lorsque l'on effectue l'ablation d'un organe, est de savoir si l'animal opéré est encore capable de s'assombrir normalement, ou si l'adaptation crépusculaire est définitivement interrompue ; autrement dit, le fait significatif n'est pas une absence passagère ou une altération tardive de la réaction, mais une suppression complète et définitive dès le jour de l'opération. Dans ce cas seulement on peut conclure à un rôle positif exercé dans l'adaptation

chromatique par l'organe enlevé. Les tableaux présentés dans le texte ont été établis selon ce critère ; on trouvera en appendice des tableaux expérimentaux détaillés où seront relatées les réactions individuelles de chacun des animaux opérés, aux différents jours suivant l'intervention. L'état chromatique des animaux a généralement été observé deux fois par jour, une première fois à la fin de la matinée ou en début d'après-midi, une seconde fois une heure environ après la tombée de la nuit.

B. — INJECTIONS D'EXTRAITS.

PRÉPARATION DES EXTRAITS. — La préparation des extraits à injecter se fait généralement à partir d'organes fraîchement disséqués sous liquide de Ringer, parfois à partir d'organes gardés au dessiccateur ; les substances chromactives peuvent être conservées dans ces conditions et il est commode, notamment pour les injections test, d'avoir toujours du matériel chromactif en réserve. Les organes sont broyés dans une petite quantité de liquide de Ringer, le plus souvent à l'aide de sable de Fontainebleau lavé aux acides et préalablement réduit en grains de petite taille ; ensuite ils sont laissés à macérer pendant un quart d'heure à une demi-heure dans le volume de liquide de Ringer correspondant à la dilution requise. L'extrait peut être utilisé frais après centrifugation, mais il est le plus souvent porté à ébullition au bain-marie dans une ampoule de verre scellée.

CONCENTRATION DES EXTRAITS. — En ce qui concerne l'évaluation de la concentration des extraits, il n'a pas été tenu compte, comme l'ont fait certains auteurs, du volume respectif souvent très différent des organes utilisés (volume de tissu broyé par centimètre cube), mais du nombre d'organes ou de la fraction d'organe correspondant à la quantité de liquide injecté dans un individu. En effet, tenir compte du volume respectif des différents organes dans l'évaluation de la concentration équivaut en quelque sorte à postuler que l'ensemble de l'organe intervient dans la fonction envisagée. Tel peut être le cas lorsqu'il s'agit d'une formation glandulaire de structure homogène, mais certainement pas lorsqu'il s'agit d'un organe nerveux comme le cerveau, par exemple, dans lequel la fonction sécrétoire n'appartient probablement qu'à un nombre réduit d'éléments, représentant une fraction faible du volume total de l'organe. Il a paru préférable de comparer l'activité

d'organes de signification physiologique différente, à unité ou fraction d'unité égale, l'unité représentant l'ensemble des organes homologues contenus dans un animal.

TECHNIQUE D'INJECTION. — Les injections d'extraits se font au moyen d'une seringue à piston métallique, graduée au 1/100 de centimètre cube. Ainsi, les quantités injectées peuvent être connues avec précision, ce qui est important, notamment lorsqu'il s'agit de comparer l'activité d'organes différents ou d'un même organe à des états physiologiques variables. Les quantités injectées sont de 1/20 ou de 1/40 de centimètre cube. Le piston métallique permet d'exercer une pression assez forte, ce qui est indispensable pour des animaux turgescents comme ceux-ci. Afin de réduire encore la turgescence et d'éviter toute expulsion de liquide après l'injection, il est bon d'anesthésier légèrement les animaux avant l'injection. De plus on utilise des aiguilles de fin calibre : aiguilles métalliques à insuline ou aiguilles de verre, fabriquées au moyen de tubes capillaires.

L'animal à injecter est tenu dans la main gauche, le pouce et l'index maintenant la tête, le médus et l'annulaire maintenant l'abdomen et assurant au corps une légère courbure ventrale, qui dégage bien la membrane articulaire située entre le poststernellum mésothoracique et l'eusternum métathoracique. La piqure est effectuée au moyen de la main droite dans cette membrane articulaire ; le déplacement du piston se fait lentement afin que la quantité assez importante de liquide injecté, puisse diffuser. L'aiguille est retirée d'un geste rapide en même temps que le médus et l'annulaire de la main gauche lâchent la partie postérieure du corps de l'animal, annulant ainsi la courbure du corps qui faciliterait une expulsion de liquide.

Les injections d'extraits ont été effectuées parfois sur des animaux normaux, le plus souvent sur des animaux préalablement privés de leur cerveau, c'est-à-dire comme nous le verrons plus loin, en état permanent d'adaptation à la lumière et incapables par conséquent de s'assombrir spontanément, comme les animaux normaux, en réponse à un traumatisme accompagnant éventuellement l'injection. Cette mesure de précaution est importante car elle garantit la validité de toute réponse chromatique obtenue à la suite d'une injection. Elle permet de plus d'injecter des animaux anesthésiés, ce qui augmente, comme il a été montré plus haut, la précision des doses utilisées ; l'anesthésie ne peut être pratiquée sur des animaux normaux car elle provoque une légère réaction d'assombrissement.

RÉACTIONS OBTENUES. — Les réactions pigmentaires observées à la suite de l'injection d'extraits chromactifs sont les mêmes chez les animaux normaux et chez les animaux privés de cerveau. Chez ces derniers cependant, bien que la vie se prolonge assez longtemps après l'opération, on note au bout d'un certain temps (5 jours environ après l'opération), une diminution bientôt suivie d'une disparition de l'aptitude des animaux à la variation chromatique ; les réactions d'assombrissement obtenues en réponse aux injections s'établissent plus lentement, leur ampleur diminue ; des doses faibles actives dans les premiers jours ne produisent plus d'effet.

Au 6^e jour suivant l'ablation une dose équivalente à 1/2 cerveau provoque encore une réaction maximale (5) ou forte (4), mais une dose égale à 1/10 ne provoque plus qu'une réaction moyenne (3). Au 8^e jour une dose de 1/2 provoque une réaction moyenne, une dose de 1/10 reste sans effet (tableau 1).

Les animaux privés de cerveau ne peuvent donc être utilisés au-delà du quatrième jour après l'ablation. Par mesure de sécurité supplémentaire, une vérification de la réactivité des animaux a toujours été faite après l'injection d'un extrait inactif, par une injection test d'extrait chromactif ; n'ont été tenus pour véritablement inactifs que les extraits à l'injection desquels a fait suite une injection test provoquant une réaction positive.

Dans les conditions de température les plus courantes, la réaction pigmentaire consécutive à l'injection d'un extrait actif commence à se manifester une heure environ après l'injection par un assombrissement moyen (gris foncé : 3) et atteint son maximum (noir : 5) au bout de deux heures ; ensuite elle décroît ou persiste encore pendant plusieurs heures selon l'activité de l'extrait. La rapidité de la réaction est fonction des conditions de température : elle se ralentit (maximum en 3 heures) lorsque celle-ci diminue, s'accélère, pouvant atteindre son maximum en une heure lorsque celle-ci augmente.

Il existe des différences individuelles de sensibilité ; ainsi pour un même extrait injecté, alors que la plupart des animaux réagissent au maximum (5), certains peuvent ne réagir que fortement (4). Après l'injection d'un extrait moins actif, la plupart des animaux deviennent gris foncé mais certains plus sensibles deviennent gris-noir, d'autres moins sensibles passent seulement au gris moyen. Il convient donc d'injecter un assez grand nombre d'animaux afin de pouvoir déterminer la valeur moyenne de la réaction. Les tableaux détaillés qui relatent les résultats des injections comprennent 4 colonnes qui correspondent aux différents stades de l'échelle chromatique définie précédemment. Dans chaque colonne est reporté le

nombre d'animaux ou le pourcentage d'animaux ayant présenté deux heures après l'injection la réaction correspondant au stade donné : stade noir (5) = réaction maximale, stade gris-noir (4) = réaction forte, stade gris foncé (3) = réaction moyenne, les stades gris clair et gris moyen ont été groupés en réaction faible ou nulle car une réaction de passage du gris clair au gris moyen ne peut être considérée comme significative. Pour la commodité de l'exposé, j'ai exprimé le plus souvent dans le texte la réaction à une injection donnée par un chiffre qui représente la moyenne des réponses des différents animaux (cette moyenne est calculée en divisant par le nombre total d'animaux injectés, la somme des produits des coefficients des différentes réactions pigmentaires par le nombre d'animaux les présentant ; une réaction faible ou nulle a été affectée du coefficient 1).

C. — IMPLANTATIONS.

Quelques implantations d'organes ont été pratiquées sur des imagos fraîchement mués. Elles se font par l'ouverture d'un petit volet rectangulaire de forme allongée, découpé dans le tégument dorsal du méso ou du métathorax. Les adultes en ponte sont difficilement utilisables car la masse énorme des ovaires gonfle le corps et entraîne l'extrusion des organes empêchant la fermeture du volet et la cicatrisation.

L'organe implanté est introduit à la pince ; il ne dégénère que rarement mais subit souvent un certain aplatissement. Il est curieux de constater qu'il est rapidement trachéisé par de fins troncs probablement issus des trachées avoisinantes.

D. — EXCITATIONS ÉLECTRIQUES.

Les excitations électriques ont été faites au moyen d'un chariot de Du-Bois-Reymond alimenté par une pile de 4,5 volts ou par une batterie d'accumulateurs de 6 volts. Les animaux sont maintenus fixés par des élastiques sur le liège d'une cuvette à dissection. L'ouverture d'un volet tégumentaire permet la mise à nu du nerf ou du centre nerveux à exciter sur lequel sont posées deux fines électrodes d'argent chloruré (de 100 μ de diamètre), distante l'une de l'autre d'un demi-millimètre environ. Chaque électrode est isolée à l'intérieur d'un tube capillaire ; les deux tubes capillaires sont maintenus à distance convenable à l'intérieur d'un tube de verre assez large, à l'extrémité effilée, servant de porte-électrode et fixé lui-même sur le porte-objectif d'un statif de microscope ; ce dispositif permet un ajustement précis des électrodes sur l'objet et leur maintien dans une position fixe au cours de l'excitation.

CHAPITRE V.

PREMIÈRES RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

Les recherches des auteurs antérieurs ont mis en évidence, comme il a été montré plus haut, la nature endocrine du contrôle des mouvements des pigments hypodermiques, dont la migration en direction proximale est déterminée par la libération dans le sang d'une substance d'origine céphalique.

Le lieu d'élaboration de cette substance chromactive n'ayant pu être identifié, une première série de recherches a été entreprise afin d'examiner successivement le rôle que pourrait exercer dans l'adaptation chromatique, chacun des principaux organes céphaliques glandulaires et nerveux. Pour cela, il a été procédé pour chaque organe, d'une part à l'observation des répercussions sur le rythme chromatique entraînées par son ablation, d'autre part à l'observation des variations chromatiques provoquées par l'injection de son extrait. Certaines ablations d'organes avaient déjà été effectuées auparavant, mais les résultats relatés par les auteurs présentaient de profondes divergences et il semblait préférable de refaire ces ablations dans de meilleures conditions techniques, en évitant notamment toute possibilité de lésion des organes non intéressés par l'intervention.

I. — Ablation d'organes.

A. — SYSTÈME NERVEUX SYMPATHIQUE.

Deux séries d'interventions ont été pratiquées : des ablations du ganglion frontal et de simples sections des connectifs cérébro-frontaux, laissant en place le ganglion et le *nervus connectivus* qui le relie à la partie médiane du cerveau.

TECHNIQUE OPÉRATOIRE. — Ces opérations s'effectuent en découpant dans le tégument dorsal céphalique un petit volet en forme de trapèze, dont la moitié antérieure se situe entre les antennes et dont la base passe un peu en arrière de la suture frontale ; on met ainsi à décou-

vert, sans la léser, la partie antérieure élargie de l'aorte, qui se termine pas un petit muscle transversal s'insérant de part et d'autre sur les sutures antennaires, et longe les lobes deuto et tritocérébraux du cerveau, recouvrant dorsalement l'émergence des connectifs cérébro-frontaux et la partie postérieure du ganglion frontal. Le ganglion frontal, situé assez profondément contre la paroi du tube digestif, est partiellement masqué en outre par les deux muscles dilatateurs pharyngiens dorsaux antérieurs, qui, accolés à la paroi latérale de l'aorte (ou constituant peut-être cette paroi), passent entre le bord antérieur de l'aorte et les connectifs cérébro-frontaux pour aller s'insérer sur le tégument dorsal. L'ablation du ganglion frontal est donc assez délicate si l'on s'astreint à respecter la partie antérieure du vaisseau dorsal ; elle est toutefois plus aisée que la seule section des connectifs cérébro-frontaux. En effet, l'opération est facilitée dans le premier cas par la section préalable du *nervus connectivus*, émergeant dorsalement du cerveau. En saisissant à la pince le bord libre sectionné du *nervus connectivus*, il est possible d'amener le ganglion frontal à la fois en avant de l'extrémité antérieure de l'aorte et dans un plan relativement superficiel ; il est alors facile de le libérer de ses connections avec le cerveau et le nerf récurrent et de l'enlever.

RÉSULTATS DE L'INTERVENTION. — L'ablation du ganglion frontal a été effectuée sur 12 animaux, la section des connectifs cérébro-frontaux sur 11 animaux.

Les réactions pigmentaires observées le soir de l'intervention et les jours suivants ont montré clairement dans l'un et l'autre cas, que le ganglion frontal ne contrôle en aucune façon l'adaptation chromatique. Les animaux opérés ont tous présenté le soir de l'intervention et presque tous (19/23), pendant les 3 ou 4 jours suivants, un rythme chromatique normal avec assombrissement crépusculaire et livrée diurne normalement claire (tableaux 2 et 2').

Chez deux animaux, l'un privé du ganglion frontal, l'autre ayant subi la section des connectifs, l'assombrissement n'a été vraiment complet que le soir de l'intervention (assombrissement moyen ou nul au deuxième soir). Chez tous les autres, le changement de coloration crépusculaire s'est répété 2, 3 et 4 fois après l'intervention. Un affaiblissement temporaire de la réaction, observé dans certains cas, a toujours été suivi d'un retour de la réaction normale ; une telle irrégularité temporaire

est sans signification car elle s'observe également chez des animaux normaux.

Ce n'est qu'à partir du 5^e jour après l'opération que l'on a observé, surtout chez les animaux privés du ganglion frontal, une altération sensible de la réaction crépusculaire, se traduisant soit par un assombrissement seulement moyen, avec passage du gris clair au gris foncé, soit par un assombrissement maximum (noir), mais affectant uniquement la moitié antérieure du corps, la moitié postérieure restant claire.

De tels assombrissements de la moitié antérieure seule ont pu être observés pendant plusieurs jours consécutifs et jusqu'au 8^e soir après l'intervention ; la coloration diurne de ces animaux, dont l'état général semblait assez mauvais, était alors le plus souvent semblable à la coloration nocturne. En dehors de ces altérations tardives de la réaction diurne, les animaux ont adopté régulièrement et dès le premier jour des livrées diurnes normalement claires.

Dans l'ensemble, l'état général des animaux, apparemment bon jusqu'au 4^e jour, avec alimentation et comportement normal, s'est altéré dès le 5^e jour, la mort survenant habituellement vers le 6^e ou 7^e jour.

B. — CORPORA CARDIACA ET CORPORA ALLATA.

L'ablation de ces deux formations glandulaires, étroitement accolées l'une à l'autre, a été effectuée simultanément.

TECHNIQUE OPÉRATOIRE. — Comme nous l'avons vu précédemment, les *corpora cardiaca* forment un peu en arrière du cerveau un épaissement de la paroi aortique auquel sont accolés postérieurement deux petites formations globuleuses transparentes, les *corpora allata*. Dorsalement au vaisseau dorsal et dans un même plan médian courent les deux troncs trachéens superficiels dorsaux B, qui, au niveau de la partie antérieure des *corpora cardiaca*, forment chacun une boucle autour des muscles pharyngiens dorsaux postérieurs.

La mise à découvert des *corpora cardiaca* et des *corpora allata* se fait par l'ouverture d'un volet tégumentaire étroit, allant de la partie postérieure du cerveau jusqu'en arrière des *corpora allata* (voir fig. 11). L'ablation s'effectue en écartant légèrement les deux troncs trachéens B adjacents ; on peut ainsi, en saisissant l'aorte en arrière des *corpora allata*, exercer une légère traction antéro-postérieure et sectionner l'aorte,

d'abord en avant des *corpora cardiaca*, puis en arrière des *corpora allata*. L'ablation des *corpora cardiaca* et des *corpora allata* s'accompagne nécessairement d'une rupture du vaisseau dorsal.

RÉSULTAT DE L'INTERVENTION. — L'ablation simultanée des *corpora cardiaca* et des *corpora allata* a été réalisée sur 19 animaux. Tous ont présenté le soir de l'intervention et pendant les jours suivants des variations chromatiques absolument normales ; celles-ci ont persisté jusqu'au

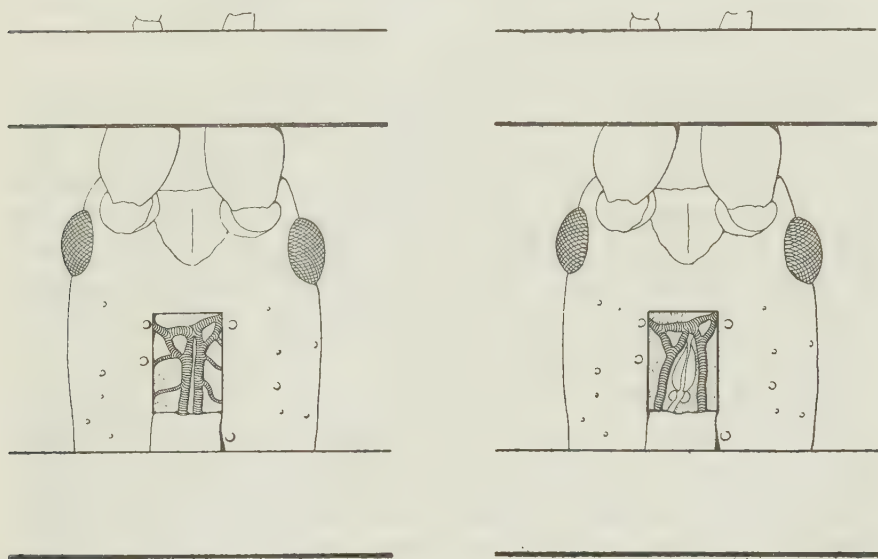


FIG. 11. — Ablation des *corpora cardiaca*-*corpora allata*. Technique opératoire.

5^e jour et au-delà, chez tous les animaux examinés à l'exception d'un seul. Le comportement est resté également normal. Des altérations temporaires de la réaction à l'obscurité n'ont été observées que très rarement (2 fois). L'éclaircissement diurne a été absolument typique (tableau 3).

Chez un animal, gravement traumatisé probablement puisque la mort est survenue de façon précoce (au 3^e jour), la réaction à l'obscurité, normale au premier soir, a disparu dès le 3^e soir (réaction intermédiaire le 2^e soir).

Ce n'est qu'au 6^e ou 7^e jour qu'est apparu un affaiblissement de la réaction à l'obscurité, dû certainement au mauvais état des animaux, et qui s'est manifesté, comme après l'ablation du ganglion frontal,

par une disparition de la réaction de la moitié postérieure du corps seule, la moitié antérieure continuant à réagir normalement. La survie à l'ablation des *corpora cardiaca* — *corpora allata* est généralement de 10 à 15 jours chez les *Carausius* adultes ; à partir du 10^e jour après l'opération, l'état général des animaux semble profondément altéré et l'alimentation même, d'abord persistante, tend à disparaître.

C. — SYSTÈME NERVEUX CENTRAL.

1. — Lobes optiques.

TECHNIQUE OPÉRATOIRE. — L'ablation des lobes optiques se fait par l'ouverture de deux petits volets symétriques au voisinage de chaque œil. Le lobe optique est d'abord détaché de l'œil à la pince, puis du cerveau au moyen de ciseaux d'ophtalmologiste. Il est presque impossible d'éviter la lésion des trachées B, qui passent juste au-dessus de l'insertion du lobe optique sur le cerveau, mais ceci est sans grande importance puisque, comme il a été montré plus haut, ces trachées assurent essentiellement la trachéisation de l'antenne.

Les sujets à opérer ont toujours été choisis parmi des animaux présentant un rythme chromatique particulièrement contrasté et régulier. Les excitations pouvant provoquer des altérations du rythme ont été évitées autant que possible, tantôt en isolant les animaux en cages individuelles, tantôt en évitant de les toucher lors des examens diurnes et nocturnes ; les opérations ont toujours été effectuées sur des animaux en adaptation crépusculaire (entre 22 et 23 heures), afin d'empêcher qu'un assombrissement post-opératoire diurne ne risque de décaler la variation périodique.

RÉSULTATS DE L'INTERVENTION. — L'ablation des lobes optiques a été effectuée sur 21 animaux. Les réactions pigmentaires des animaux dans les jours suivant l'intervention ont clairement montré que l'ablation des lobes optiques, bien qu'elle entraîne des modifications importantes du rythme chromatique, ne supprime pas la réalisation de la livrée nocturne. Cette intervention laisse donc subsister le centre d'élaboration de la substance chromactive, qui ne peut être situé par conséquent dans le lobe optique.

Presque tous les animaux opérés (18/23) ont présenté au moins une fois, souvent 2, 3 fois et plus (10 animaux sur 21), parfois de façon per-

manente (1 animal), un état d'adaptation maximum à l'obscurité. Dans 3 cas seulement, la réaction d'assombrissement complète n'a jamais été observée (un animal est resté définitivement clair, 2 animaux n'ont présenté que des réactions intermédiaires).

Le rythme chromatique lui-même a été assez ébranlé, ce qui s'explique aisément, puisque ces opérations entraînent la suppression des perceptions lumineuses dont le rôle est prépondérant dans le déclenchement de l'adaptation chromatique. Les variations chromatiques des animaux au cours des différents jours suivant l'opération ont été parfois typiques, mais se sont réalisées le plus souvent de façon irrégulière, selon des modalités tellement diverses que le compte rendu en est presque impossible (voir tableau I ci-après et tableau détaillé 4). Des variations nycthémerales typiques ont pu être observées chez 12 animaux, soit le lendemain de l'intervention, soit les jours suivants ; dans 9 cas, elles se sont répétées pendant 2 ou 3 jours ; elles ont été précédées ou suivies, selon les cas, par un état permanent clair ou sombre, une variation inversée ou d'ampleur réduite (état diurne ou nocturne intermédiaire). Ces différents états se sont succédé selon des combinaisons variables chez les autres animaux opérés.

La libération de substance chromactive peut donc incontestablement se produire en l'absence de perceptions lumineuses. Toutefois, on n'observe pas après l'ablation des lobes optiques, malgré les différentes précautions signalées plus haut, la persistance d'une véritable rythmicité sécrétoire autonome, comparable à celle qu'observait SCHLEIP chez des animaux normaux soumis à une obscurité permanente. Ceci peut être dû au fait que la lésion nerveuse opératoire provoque par elle-même des excitations entraînant des modifications de la rythmicité sécrétoire, mais peut provenir également de l'action de divers facteurs externes (température, état hygrométrique de l'air), dont l'influence sur la variation chromatique acquiert peut-être chez les animaux privés des excitations lumineuses une importance plus grande que chez les animaux normaux. La constance de ces facteurs n'a pu être assurée dans mes expériences ; des variations de la température ambiante ou de l'état hygrométrique de l'air peuvent donc être à l'origine de certaines des irrégularités observées. En fait, il semble y avoir plus d'homogénéité dans les réactions des différents individus d'une même série expérimentale que dans l'ensemble des séries effectuées à des périodes différentes.

Tableau I. — VARIATIONS CHROMATIQUES DES ANIMAUX APRÈS ABLATION
DES LOBES OPTIQUES.

		État nocturne		
		clair	intermédiaire	sombre
1 ^{er} jour		9/21	3/21	7/21
État diurne clair	13/21	5	2	var. typique 6
État diurne intermédiaire	2/21		1	1
État diurne sombre	6/21	4		2
2 ^e jour		9/21	4/21	8/21
État diurne clair	16/21	7	4	var. typique 5
État diurne intermédiaire	2/21	2		
État diurne sombre	3/21			3
3 ^e jour		1/18	6/18	11/18
État diurne clair	17/18	1	6	var. typique 10
État diurne intermédiaire	1/18			1
État diurne sombre				

VARIATION CHROMATIQUE ET COMPORTEMENT. — Si la périodicité de la variation chromatique est fréquemment dérégulée après l'ablation des lobes optiques, il est curieux de noter que le comportement avec ses modifications périodiques caractéristiques : état de repos diurne, état d'activité nocturne avec alimentation, conserve au contraire chez les

animaux privés des excitations lumineuses, une constance assez remarquable, (une seule anomalie a été notée au cours de 46 observations), et il est assez fréquent d'observer des animaux chez lesquels un comportement normal est associé à une coloration anormale : ainsi certains animaux présentent, pendant le jour, un comportement diurne associé à une coloration nocturne ; pendant la nuit, un comportement nocturne associé à une coloration diurne. Cette dissociation expérimentale de deux phénomènes dont la périodicité coïncide chez les animaux normaux est intéressante, car elle montre que les mécanismes physiologiques mis en jeu dans la commande de ces phénomènes sont de nature différente (d'autres expériences apporteront par la suite confirmation de ce fait).

CONCLUSION. — En conclusion, les résultats obtenus après ablation des lobes optiques permettent d'affirmer, d'une part que la sécrétion de la substance chromatique ne s'effectue pas dans le lobe optique, d'autre part que la suppression d'un relai nerveux de transmission des excitations ne suffit pas pour inhiber complètement la sécrétion. Ce dernier point sera d'un intérêt particulier pour l'interprétation des résultats obtenus après ablation du cerveau.

2. — Cerveau.

TECHNIQUE OPÉRATOIRE. — L'ablation du cerveau est relativement aisée, en raison de la position horizontale et superficielle de l'organe. Elle s'effectue en découpant dans la partie antérieure du tégument dorsal céphalique, immédiatement en arrière des sutures antennaires, un volet carré qui sera rabattu vers l'arrière. L'incision des téguments doit se faire avec quelques précautions si l'on veut éviter la lésion des troncs trachéens superficiels B, qui contournent le cerveau et envoient des ramifications au corps gras qui l'entoure. Le corps gras dorsal retiré, le cerveau est mis à nu et les différents nerfs dorsaux sont sectionnés ; les lobes optiques sont séparés du cerveau par une section à leur point de contact, section qui doit éviter tout tiraillement sous peine de rompre les connections assez fragiles de la *medulla terminalis* et de l'œil. Le cerveau peut être alors soulevé légèrement pour permettre la section des nerfs ventraux : collier péri-œsophagien et *nervi corporis cardiaci* ; ceci fait, il est complètement libre et peut être retiré.

RÉSULTATS DE L'INTERVENTION. — L'ablation du cerveau a été réalisée sur 13 animaux. Tous les opérés présentent dès le jour de l'in-

tervention une suppression complète et définitive de l'adaptation crépusculaire, gardant continuellement une livrée chromatique diurne (tableau 5).

Leur état général demeure cependant assez satisfaisant, et la mort survenant au bout de 8 à 15 jours semble essentiellement due à l'absence d'alimentation qu'entraîne l'ablation du cerveau ¹.

Le comportement est profondément modifié et aux variations périodiques normales fait place un état permanent d'activité « nocturne », avec marche presque continuelle mais absence d'alimentation. On note

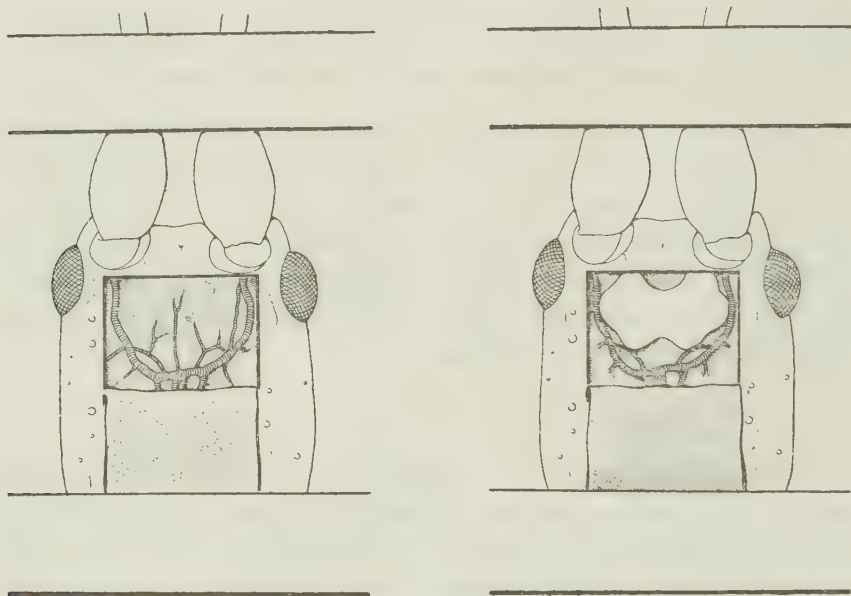


FIG. 12. — Ablation du cerveau. Technique opératoire.

donc après ablation du cerveau, comme on l'observait parfois précédemment après ablation des lobes optiques, une dissociation des deux phénomènes périodiques de variation chromatique et de variation du comportement, puisqu'un comportement nocturne se trouve associé à une coloration diurne. Troublés tous deux par l'ablation du cerveau qui provoque la suppression de l'une des phases au bénéfice de l'autre, les phénomènes de comportement et de variation chromatique apparaissent comme régis par des mécanismes de nature différente, bien que dépendant l'un et l'autre du cerveau.

1. Il semble également que les animaux privés de cerveau se dessèchent rapidement et d'une façon plus forte que les animaux simplement laissés à jeun ; cette constatation suggère qu'un facteur cérébral pourrait être impliqué dans le contrôle de la diurèse.

Il est particulièrement intéressant de comparer les résultats obtenus, après ablation du cerveau, à ceux obtenus précédemment après ablation des lobes optiques. En effet, alors que l'ablation du cerveau entraîne la disparition définitive de l'adaptation crépusculaire, l'ablation des lobes optiques, qui équivaut à la suppression du relai nerveux de transmission des excitations lumineuses déclenchant l'adaptation crépusculaire, ne suffit pas à supprimer celle-ci. On est conduit à penser que le rôle du cerveau dans le déclenchement de la variation chromatique crépusculaire n'est pas simplement un rôle de commande nerveuse et que cet organe pourrait être impliqué lui-même dans le processus de sécrétion de la substance chromactive. La connaissance récente des phénomènes de neuro-sécrétion rend plausible une telle hypothèse que les expériences d'injection d'extraits relatées au chapitre suivant auront pour but de vérifier.

3. — *Section de la chaîne nerveuse ventrale à des niveaux variés.*

Section proximale du collier péri-œsophagien.

Les expériences d'ablation du cerveau mettant en évidence le rôle fondamental joué par cet organe dans la régulation de l'adaptation chromatique incitent à envisager une participation éventuelle du système nerveux central dans son ensemble. Des expériences de section nerveuse ont été effectuées pour ce faire à des niveaux variés en arrière du cerveau : 1^o section mésothoracique des connectifs de la chaîne nerveuse ventrale ; 2^o section prothoracique des connectifs de la chaîne nerveuse ventrale ; 3^o section du collier péri-œsophagien à l'émergence du cerveau.

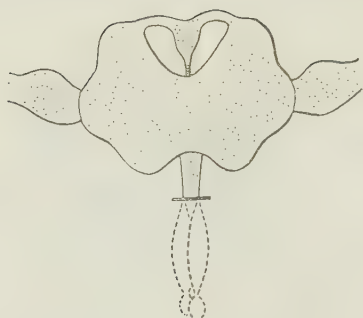
TECHNIQUE OPÉRATOIRE. — Les sections prothoraciques et mésothoraciques sont aisées car les connectifs de la chaîne nerveuse sont immédiatement sous-jacents au tégument ventral. Elles s'effectuent par l'ouverture de petits volets dans la région médiane du tégument ventral. La section proximale du collier péri-œsophagien au contraire est assez difficile, puisque l'émergence de ce dernier se situe à la face inférieure du cerveau, et que la seule voie d'accès possible est dorsale. L'ouverture des téguments se fait comme pour l'ablation du cerveau ; la section est réalisée en introduisant les ciseaux latéralement sous le cerveau, immédiatement en arrière de l'émergence des nerfs antennaires.

RÉSULTATS DES INTERVENTIONS. — a) *Section mésothoracique et prothoracique de la chaîne ventrale.* — Des sections de la chaîne ventrale



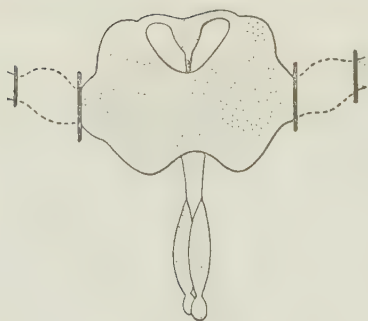
→ Adaptation crépusculaire persistante.

ABLATION DU GANGLION FRONTAL.



→ Adaptation crépusculaire persistante.

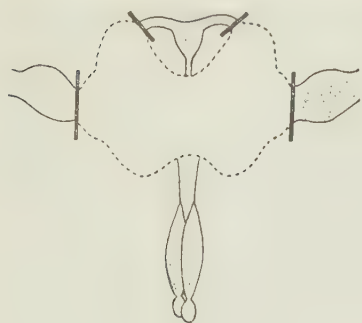
ABLATION DES CORPORA CARDIACA-CORPORA ALLATA.



→ Adaptation crépusculaire persistante
(mais dérégulée).

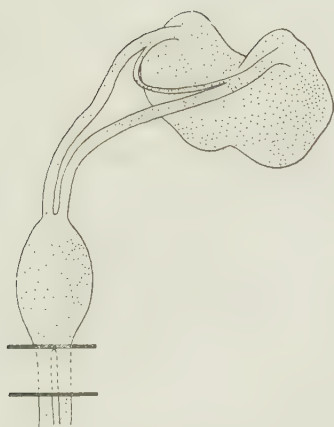
ABLATION DES LOBES OPTIQUES.

FIG. 13. — Premières recherches expérimentales. Schémas des différentes interventions opératoires.



→ Adaptation crépusculaire supprimée.

ABLATION DU CERVEAU.



→ Adaptation crépusculaire persistante
(réaction souvent affaiblie dans la
partie postérieure).

SECTION DES CONNECTIFS EN ARRIÈRE DU GANGLION SOUS-ŒSOPHAGIEN.



→ Adaptation crépusculaire supprimée.

SECTION PROXIMALE DU COLLIER PÉRI-ŒSOPHAGIEN.

ont été effectuées dans 9 cas au milieu du mésothorax, dans 10 cas sur la courte portion de connectifs qui relie le ganglion sous-œsophagien au ganglion prothoracique (tableaux 6 et 7).

Ces interventions, bien que très graves pour la vie de l'animal, n'empêchent pas la variation chromatique crépusculaire de se dérouler normalement (1 seul animal sur 19 opérés est resté définitivement clair après l'intervention, une section prothoracique).

Il faut noter cependant, que si, chez l'ensemble des animaux opérés, le changement de couleur crépusculaire continue à se produire pendant plusieurs jours, on observe dans nombre de cas, à partir du troisième jour après l'intervention, et parfois dès le second soir, une restriction du changement de couleur à la moitié antérieure du corps, la moitié postérieure restant complètement claire à partir d'une limite située entre le tiers postérieur du métathorax et le troisième segment abdominal.

Un assombrissement maximum de tout le corps s'observe au premier ou second soir chez 17 opérés sur 19, un animal reste définitivement clair dès l'intervention, un animal présente une dissociation dès le premier jour. Le 2^e soir on note : après section mésothoracique, 6 assombrissements complets et 3 assombrissements avec gradient ; après section prothoracique, 5 assombrissements complets et 4 assombrissements avec gradient. Le 3^e soir : après section mésothoracique, 5 assombrissements complets et 4 assombrissements avec gradients ; après section prothoracique, 2 assombrissements complets, 3 assombrissements selon gradient, 1 assombrissement uniforme seulement moyen et 2 assombrissements nuls.

Des dissociations semblables dans les réactions des moitiés antérieure et postérieure du corps ont déjà été observées après d'autres interventions : ablation du ganglion frontal, ablation des *corpora cardiaca* et des *corpora allata*, mais de façon beaucoup plus rare et toujours plus tardivement. On peut les expliquer probablement par un mauvais état général des animaux entraînant des troubles circulatoires ou respiratoires dans la partie postérieure du corps ; leur manifestation relativement précoce et régulière après les interventions portant sur le système nerveux central incite cependant à rechercher ultérieurement s'il n'existerait pas une relation entre le niveau de l'intervention et celui de la dissociation, si celle-ci n'apparaîtrait pas d'emblée après des ablations ganglionnaires, ce qui pourrait signifier que la variation chromatique est dans une certaine mesure sous la dépendance de l'ensemble du système nerveux central.

b) *Section proximale du collier péri-œsophagien.* — Fait assez inattendu, la section proximale du collier péri-œsophagien qui cependant,

au moins dans les 5 cas relatés, a pu être effectuée sans lésion opératoire simultanée (tableau 8) a entraîné une suppression définitive de l'adaptation chromatique, comparable à celle observée après l'ablation du cerveau. Les conséquences de cette intervention sont donc bien différentes, d'une part de celles de l'ablation des lobes optiques, d'autre part de celles des sections de la chaîne nerveuse ventrale, et l'on est conduit à se demander si la sécrétion de la substance chromative ne s'effectuerait pas en deçà du cerveau, dans une formation glandulaire ou nerveuse que cette intervention séparerait du cerveau. Il faut signaler qu'en dehors d'une section du collier péri-œsophagien, cette opération représente nécessairement une section de la commissure tritocérébrale, accolée au collier péri-œsophagien dans son trajet proximal ; de plus, étant donné qu'elle ne peut s'effectuer avec une grande précision, il est possible qu'elle entraîne également la section d'autres nerfs émergeant ventralement ou latéralement du cerveau. Les répercussions de cette intervention soulèvent on le voit de nombreux problèmes, conduisent à entreprendre de nouvelles expériences.

COMPORTEMENT. — Du point de vue de la motricité, les sections de la chaîne ventrale s'avèrent d'une gravité particulière : les animaux demeurèrent capables de mouvoir leurs pattes en réponse à des excitations diverses, mais la marche est définitivement supprimée après une section prothoracique, elle ne peut s'effectuer qu'avec les pattes prothoraciques après une section mésothoracique. La section du collier péri-œsophagien, au contraire, entraîne, comme l'ablation du cerveau, une exagération de la motilité avec marche incessante et suppression de la phase diurne de repos. Le ganglion sous-œsophagien apparaît donc comme un centre coordinateur de la marche, régi lui-même par le cerveau, d'où proviennent les inhibitions qui commandent le repos diurne.

D. — CONCLUSION DES EXPÉRIENCES D'ABLATION.

L'examen répété des animaux opérés, effectué pendant plusieurs jours à la suite de chacune des différentes interventions, permet de tirer des expériences d'ablation et de section résumées dans le tableau ci-après un certain nombre de conclusions.

1^o L'intégrité du système nerveux sympathique n'est pas nécessaire au maintien de l'adaptation chromatique.

2° La variation chromatique se produit normalement en l'absence des *corpora cardiaca* et des *corpora allata*.

3° La réalisation de la livrée crépusculaire demeure possible en l'absence des lobes optiques et par conséquent de toute excitation lumineuse. Elle est définitivement supprimée par l'ablation du cerveau. Une section de la chaîne ventrale la laisse subsister, mais apporte, semble-t-il, quelque perturbation à la réaction de la partie postérieure du corps. Une section proximale du collier péri-œsophagien à l'émergence du cerveau à laquelle est nécessairement associée une section de la commissure tritocérébrale la supprime définitivement.

Tableau II. — RÉPERCUSSIONS ENTRAÎNÉES PAR LES DIFFÉRENTES INTERVENTIONS OPÉRATOIRES.

Nature de l'intervention	Nombre d'animaux opérés	Adaptation crépusculaire		
		persistante	affaiblie	supprimée
Ablation du ganglion frontal	12	12		
Section des connectifs cérébro-frontaux	11	11		
Ablation simultanée des <i>corpora cardiaca</i> et des <i>corpora allata</i>	19	19		
Ablation des lobes optiques	21	18	2	1
Ablation du cerveau	15			15
Section mésothoracique des connectifs de la chaîne ventrale	9	9		
Section prothoracique des connectifs de la chaîne ventrale	10	8	1	1
Section proximale du collier péri-œsophagien	5			5

Les réponses obtenues à l'intérieur de chacune des différentes séries sont, on le voit, remarquablement homogènes. Il est probable que les contradictions existant entre les données des différents auteurs étaient dues à l'imprécision des interventions effectuées le plus souvent au travers des téguments ; de plus, nous avons vu que souvent, les variations crépusculaires parfaitement normales aux premiers jours suivant une intervention, s'altèrent par la suite en raison du mauvais état général des opérés : une observation tardive des réactions des animaux a pu par conséquent être à l'origine d'une erreur d'interprétation.

II. — Injections d'extraits.

Les expériences de ligatures des auteurs ont montré que la substance commandant la migration proximale crépusculaire des pigments hypodermiques était sécrétée dans la région céphalique. Des extraits des principaux organes céphaliques, glandulaires et nerveux, ont été préparés et injectés selon la technique relatée précédemment (pp. 92-95) (broyat des organes, courte macération, ébullition et centrifugation).

A. — RÉACTIONS DES ANIMAUX NORMAUX.

Les injections ont d'abord été effectuées pendant le jour sur des animaux normaux en adaptation diurne. Les extraits des organes suivants ont été testés : cerveau, lobes optiques, *corpora cardiaca* — *corpora allata*¹. Des injections témoins ont été faites avec du liquide de Ringer et des extraits musculaires.

Les réponses observées, dont le tableau ci-contre donne la valeur moyenne, (tableau détaillé 9), ont permis de constater l'activité exceptionnelle des extraits cérébraux, qui provoquent l'apparition de la livrée crépusculaire, deux heures environ après l'injection.

Tableau III. — RÉACTIONS CHROMATIQUES DES ANIMAUX NORMAUX A L'INJECTION DE DIFFÉRENTS EXTRAITS.

Organe utilisé	Fraction d'organe injectée	Nombre d'animaux injectés	Réaction chromatique moyenne des animaux injectés
Cerveau	1/5	59	4,7
	1/20	10	4,5
Lobes optiques	1/2	13	1,7
<i>Corpora cardiaca-corpora allata</i>	1/20	7	2,9

Comme les expériences témoins, probablement en raison du traumatisme qu'elles apportaient, provoquaient parfois une réaction d'assombrissement assez forte, il a paru préférable d'utiliser comme test des animaux que les expériences d'ablations d'organes avaient révélés incapables de s'assombrir spontanément : les animaux privés de cerveau. La comparaison des réponses obtenues après des injections témoins

1. Les mêmes extraits ont été injectés à des animaux en adaptation nocturne, aucune action éclaircissante n'a pu être décelée.

effectuées sur des animaux normaux et sur des animaux privés de cerveau montrent que ces derniers constituent un test plus sûr (tableau IV). De plus, leur utilisation permet de procéder à une légère anesthésie à l'éther qui facilite l'injection en diminuant la turgescence des animaux et par là les possibilités de rejet du liquide injecté. L'anesthésie ne peut être pratiquée sur des animaux normaux car elle provoque une réaction d'assombrissement assez forte.

Tableau IV. — RÉACTIONS CHROMATIQUES DES ANIMAUX NORMAUX ET DES ANIMAUX PRIVÉS DE CERVEAU A DES INJECTIONS TEST.

Nature de l'intervention	État des animaux testés	Réaction chromatique des différents animaux injectés			Réaction chromatique moyenne
		5	3	2 ou 1	
Injection de solution de Ringer	Animaux normaux	2	4	23	1,6
	Animaux privés de cerveau			14	1
Injection d'un extrait musculaire	Animaux normaux	2	11	3	2,9
	Animaux privés de cerveau			5	1
Anesthésie à l'éther	Animaux normaux	15	4	1	4,4
	Animaux privés de cerveau		4	26	1,3

B. — RÉACTIONS DES ANIMAUX PRIVÉS DE CERVEAU.

Les injections effectuées sur les animaux privés de cerveau confirment le résultat acquis précédemment de l'activité considérable des extraits cérébraux. Les réponses obtenues sont ici particulièrement spectaculaires, puisqu'on assiste dans 100 pour 100 des cas au retour d'une adaptation crépusculaire typique chez des animaux où celle-ci avait été définitivement suspendue.

La réaction se manifeste dans les mêmes délais que chez les animaux normaux : une heure environ après l'injection on note un changement de couleur du gris clair au gris foncé, qui s'accroît progressivement et atteint son maximum au bout de deux heures ; les animaux sont alors noir ébène. La réaction persiste généralement pendant encore une heure ou deux, puis commence à disparaître.

Grâce à l'utilisation de la technique d'injection d'extraits le rôle du cerveau dans la sécrétion de la substance chromactive, déjà soupçonné après les expériences d'ablations, est maintenant clairement démontré. La possibilité d'un retour de la variation chromatique normale chez des animaux privés de cerveau indique en outre que la perturbation apportée par l'ablation de cet organe ne s'exerce pas au niveau de l'effecteur, puisque celui-ci demeure capable de réagir normalement.

Le tableau ci-contre donne la valeur moyenne des réactions obtenues à la suite de l'injection d'extraits d'organes céphaliques divers (tableau détaillé 10). Les résultats obtenus sont, à l'exception d'un cas, en accord complet avec les données fournies par les expériences d'ablations.

Tableau V. — RÉACTIONS CHROMATIQUES DES ANIMAUX PRIVÉS DE CERVEAU A L'INJECTION DE DIFFÉRENTS EXTRAITS.

Organe utilisé	État chromatique du donneur	Fraction d'organe injectée	Nombre d'animaux injectés	Réaction chromatique moyenne
Ganglion frontal	Noir	1	9	1,4
<i>Corpora allata</i>	Noir	1/2 ou 1	15	1,1
<i>Corpora cardiaca</i>	Noir ou gris clair	1	40	3,6
Glandes ventrales	Gris clair	1/2	9	1
Glandes péricardiales	Gris clair	1/2	5	1
Lobes optiques	Noir ou gris clair	1	15	1,2
Cerveau	Noir ou gris clair	1/2 ou 1/4	30	5

Les extraits du ganglion frontal (système nerveux sympathique) sont inactifs.

Les extraits des lobes optiques sont également inactifs.

En ce qui concerne les formations glandulaires céphaliques, nous avons vu précédemment que l'ablation simultanée des *corpora cardiaca* et des *corpora allata* n'apportait aucune perturbation à la variation chromatique ; l'ablation des glandes ventrales et des glandes péricar-

diales n'a pas été faite car il est difficile de la réussir complètement ; mais étant donné que ces organes dégénèrent chez l'adulte dès la mue imaginale et disparaissent complètement sans entraîner de modifications de la variation chromatique, on peut considérer que leur présence n'est pas nécessaire au déroulement de ce phénomène. L'absence totale d'effet des injections d'extraits de glandes ventrales, de glandes péricardiales et de *corpora allata* confirme la notion de la non-participation de ces organes à la commande de l'adaptation chromatique.

Les *corpora cardiaca*, par contre, soulèvent un problème particulier. En effet, bien que leur ablation se soit montrée sans conséquence, leurs extraits possèdent une certaine activité. La valeur moyenne des réactions obtenues est de 3,6 et correspond donc à un état chromatique situé entre le gris foncé et le gris noir. La réaction n'est donc pas une réaction maximale comme dans le cas du cerveau. L'examen de chacune des réponses individuelles (tableau VI) montre de façon constante, dans les différentes séries expérimentales, l'existence d'une certaine hétérogénéité dans les réactions : la plupart des animaux injectés (40/100) présentent une réaction moyenne, certains cependant réagissent assez fortement (30/100), dans quelques cas la réaction obtenue est presque insignifiante (7/100), parfois par contre elle est maximale (23/100). L'absence d'homogénéité dans les réactions provient vraisemblablement des différences individuelles de sensibilité des animaux, mais, ce fait, de même que l'indice moyen 3,6 de la réaction, attire l'attention sur les modalités différentes d'action des extraits du cerveau et des *corpora cardiaca*. On peut penser que la substance chromactive cérébrale est présente dans les *corpora cardiaca* à des doses très faibles, et qu'une quantité injectée correspondant à l'unité (une paire de ces organes) se trouve déjà aux alentours du seuil de concentration efficace.

La vérification de cette hypothèse a été tentée en comparant l'activité des extraits concentrés de *corpora cardiaca* à celle d'extraits cérébraux très fortement dilués. Les résultats obtenus conduisent à rejeter cette idée ; en effet les extraits cérébraux, même pour une dose injectée équivalant à 1/100 d'organe, ne révèlent aucune diminution de leur activité ; une réaction maximale s'observe encore chez 21 animaux injectés sur 22 (1 animal présente une réaction forte, 4). La valeur moyenne des réponses est de 4,9 pour 1/100 de cerveau, elle n'est que de 3,6 pour un extrait de *corpora cardiaca* de concentration égale à l'unité.

Il est intéressant de constater d'autre part qu'en diluant de dix fois

les extraits de *corpora cardiaca* utilisés précédemment, on n'obtient pas, comme il serait normal si l'on se trouvait aux alentours du seuil, une disparition complète de l'activité, mais seulement un abaissement très faible de la valeur moyenne de la réaction qui passe de 3,6 à 3,1.

Tableau VI. — RÉACTIONS CHROMATIQUES COMPARÉES DES ANIMAUX
A DES EXTRAITS CÉRÉBRAUX ET DES EXTRAITS DE *corpora cardiaca*.

Organe utilisé	Fraction d'organe injectée	Réaction chromatique des différents animaux injectés				Réaction chromatique moyenne
		5	4	3	2 ou 1	
Cerveau	1/100	21	1			4,9
<i>Corpora cardiaca</i>	1	9	12	16	3	3,6
	1/10	7	12	17	10	3,1

Tout ceci incite à penser qu'il ne s'agit probablement pas d'une différence de concentration mais plutôt d'une différence de nature existant entre les substances chromactives présentes dans le cerveau et dans les *corpora cardiaca*. Des recherches exposées plus loin apporteront une réponse à cette question.

C. — RÉACTIONS DES ANIMAUX LIGATURÉS, DES ANIMAUX PRIVÉS DU CERVEAU ET DES CORPORA CARDIACA.

La présence de substance chromactive dans les *corpora cardiaca* conduit à se demander si ces organes ne joueraient pas le rôle d'intermédiaire entre l'effecteur et la substance chromactive cérébrale. La vérification de cette hypothèse a été faite, d'une part en injectant les extraits cérébraux dans la partie postérieure du corps d'animaux ligaturés, d'autre part en injectant des animaux privés simultanément du cerveau et des *corpora cardiaca*. Dans l'un comme dans l'autre cas les extraits cérébraux ont provoqué comme précédemment une réaction maximale dans 100 pour 100 des cas. La substance cérébrale agit donc directement sur l'effecteur et ne nécessite l'intervention ni des *corpora cardiaca*, ni d'aucun autre organe céphalique.

D. — ACTIVITÉ DES EXTRAITS NON BOUILLIS.

La préparation des extraits utilisés dans les expériences relatées précédemment a toujours comporté l'ébullition du liquide de macération des broyats d'organes, technique préconisée par différents auteurs dans l'étude du changement de couleur des Crustacés. Il reste à vérifier maintenant si l'ébullition est nécessaire pour conférer une activité aux extraits ou si la substance présente dans le cerveau est agissante sans l'intervention d'aucun traitement préalable. Les expériences montrent qu'il en est bien ainsi. Les extraits cérébraux frais sont aussi actifs que les extraits bouillis (réaction maximale dans 7 cas sur 7). Le simple liquide de macération du cerveau est capable d'induire une réaction maximale.

E. — CONCLUSION DES EXPÉRIENCES D'INJECTION.

Les résultats obtenus dans les expériences d'injections d'extraits de différents organes céphaliques révèlent l'activité considérable du cerveau, qui apparaît comme l'organe sécréteur de la substance chromatique.

L'action de la substance cérébrale est une action directe sur l'effecteur; elle ne nécessite l'intervention d'aucun autre organe céphalique.

Elle n'est pas extraite artificiellement de cet organe, car sa présence s'observe dans les extraits frais comme dans les extraits bouillis, et même dans le liquide de macération de cet organe.

Les *corpora cardiaca* contiennent également une substance chromatique, probablement différente de la substance cérébrale.

Les extraits des autres formations glandulaires céphaliques : *corpora allata*, glandes ventrales, glandes péricardiales sont dépourvus d'activité.

Les extraits des éléments du système nerveux sympathique sont également inactifs.

L'utilisation de la technique d'injection d'extraits permet donc d'apporter confirmation à différentes interprétations proposées à la suite des expériences d'ablations d'organes ; de plus, elle met en évidence des faits dont l'existence ne pouvait se révéler dans une étude comportant la seule utilisation de la technique d'ablation et soulève des problèmes nouveaux.

III. — Conclusion.

Les recherches expérimentales relatées dans ce premier chapitre, effectuées selon les méthodes d'ablation d'organe et d'injection d'extraits, ont permis de mettre en évidence les faits suivants :

1° Le cerveau élabore la substance chromactive : ce fait a été suggéré par les résultats des ablations électives de cet organe, qui ont provoqué une disparition définitive de l'adaptation crépusculaire ; une telle disparition ne s'observe pas lors d'une simple suppression des excitations lumineuses commandant ce phénomène (ablation des lobes optiques). Le rôle sécréteur du cerveau a été réellement démontré par les injections d'extraits : l'injection d'extraits cérébraux provoque, même pour une dilution d'1/100, l'apparition de la livrée crépusculaire ; l'action de l'extrait s'exerce directement sur la cellule hypodermique. La démonstration récente de l'existence, chez diverses espèces d'Insectes, d'éléments sécrétoires situés dans la *pars intercerebralis* du cerveau incite à entreprendre de nouvelles recherches pour tenter de localiser à cette portion du cerveau la sécrétion de la substance chromactive (chap. VI).

2° Les *corpora cardiaca* n'interviennent pas dans la variation chromatique périodique, qui se déroule normalement en leur absence ; ils contiennent néanmoins une substance chromactive, probablement différente de la substance cérébrale, puisqu'elle n'induit qu'une migration ménagée des pigments hypodermiques. Des expériences devront être tentées pour essayer d'expliquer le rôle physiologique de cette substance ; des recherches seront également entreprises pour voir si son origine se situe dans le cerveau (chap. VII).

3° L'intégrité de la chaîne nerveuse ventrale n'est pas indispensable au maintien de la variation chromatique ; il arrive cependant assez fréquemment qu'une section de ses connectifs entraîne l'apparition de perturbations dans la réaction crépusculaire de la partie postérieure du corps, d'autre part une section proximale du collier péri-œsophagien la supprime totalement. La possibilité d'une intervention (nerveuse ou humorale) de l'ensemble du système nerveux central dans la variation chromatique reste donc à envisager (chap. VIII).

4° La mise en évidence du rôle sécrétoire du cerveau conduit à écarter l'hypothèse d'ATZLER, de l'existence d'une formation glandulaire céphalique intéressée dans l'élaboration de la substance chromactive ;

il subsiste néanmoins le problème de l'existence éventuelle d'un centre de libération de la substance cérébrale, qui pourrait être en connection avec le cerveau mais distinct de celui-ci. Nos connaissances dans le domaine du changement de couleur des Crustacés rendent plausible une telle hypothèse. Ce centre pourrait correspondre à la formation hypothétique d'ATZLER, sa déconnection du cerveau pourrait expliquer la suppression de l'adaptation chromatique entraînée par la section proximale du collier péri-œsophagien et des nerfs associés ; il serait tentant de penser, pour poursuivre l'homologie avec les Crustacés, à un rôle éventuel de la commissure tritocérébrale. La résolution de ce problème est nécessairement difficile ; elle sera tentée au moyen de techniques anatomiques et histologiques minutieuses et au moyen des techniques expérimentales (chap. VIII).

5° Ni les *corpora allata*, ni les formations glandulaires juvéniles : glandes ventrales et glandes péricardiales n'interviennent dans la commande de l'adaptation chromatique physiologique.

6° Le système nerveux sympathique ne participe pas à cette fonction.

Un certain nombre de données ont donc pu être obtenues au cours de ces premières recherches ; de nouveaux problèmes ont surgi, néanmoins, qui incitent à entreprendre de nouvelles expériences.

CHAPITRE VI.

IDENTIFICATION DE LA RÉGION CÉRÉBRALE INTÉRESSÉE DANS L'ÉLABORATION DE LA SUBSTANCE CHROMACTIVE ÉTUDE HISTOLOGIQUE ET CYTOLOGIQUE DU CERVEAU DES PHASMIDES

Les expériences relatées au chapitre précédent ont permis de démontrer que la sécrétion de la substance chromactive s'effectue à l'intérieur même du cerveau. Cette première donnée acquise, il semblait intéressant de rechercher quelle était la portion du cerveau intervenant dans l'élaboration de la substance pigmentaire, et de voir notamment s'il ne s'agissait pas de la *pars intercerebralis* où les recherches histologiques de différents auteurs avaient montré la présence d'éléments de caractère neuro-glandulaires (cellules de grande taille, au cytoplasme abondant,

fortement coloré, contenant parfois des grains de sécrétion) ; et dont les recherches expérimentales de WIGGLESWORTH¹, puis de WILLIAMS et POSSOMPÈS avaient démontré qu'elle représentait la portion cérébrale intéressée dans l'élaboration de l'hormone de mue des Insectes.

I. — Les éléments neuro-sécréteurs de la pars intercerebralis élaborent-ils la substance chromactive ?

A. — ÉTUDE HISTOLOGIQUE.

L'étude expérimentale du rôle exercé par les éléments neuro-sécréteurs de la *pars intercerebralis* du cerveau, devant comprendre comme précédemment des injections d'extraits et des ablations électives de cette région, il était nécessaire tout d'abord d'acquérir une connaissance précise de l'anatomie du cerveau et de vérifier l'existence de phénomènes de neuro-sécrétion dans la *pars intercerebralis* des Phasmides.

1. — Anatomie du cerveau.

La forme prognathe de la tête des Phasmides entraîne un renversement du cerveau dont les lobes deuto et tritocérébraux constituent la portion antérieure. Les figures ci-contre montrent la position et la taille respective des lobes cérébraux, ainsi que les différents nerfs qui émergent de chacun d'entre eux. On peut constater que le protocérébron représente la partie la plus importante du cerveau ; les lobes deuto et tritocérébraux, nettement plus petits, lui sont accolés antérieurement. Un sillon latéral permet de reconnaître extérieurement la limite entre le protocérébron et le deutocérébron. C'est à la partie ventrale de ce sillon que pénètre dans le cerveau un tronc trachéen important, qui se subdivise rapidement en deux troncs qui marquent la limite entre les lobes proto, deuto et tritocérébraux.

L'anatomie interne du cerveau des Phasmides a déjà été décrite par KÜHNLE (1913) et surtout HANSTRÖM (1930, 1940) ; il n'y a que peu de choses à ajouter à leurs descriptions, et il suffira de commenter brièvement la série de microphotographies de la planche II, reproduisant les coupes tangentielles dorso-ventrales les plus caractéristiques.

1. Dès 1938-1940, l'association des recherches histologiques de HANSTRÖM et des recherches expérimentales de WIGGLESWORTH permettait la mise en évidence du rôle endocrine exercé par la *pars intercerebralis* du cerveau chez *Rhodnius*.

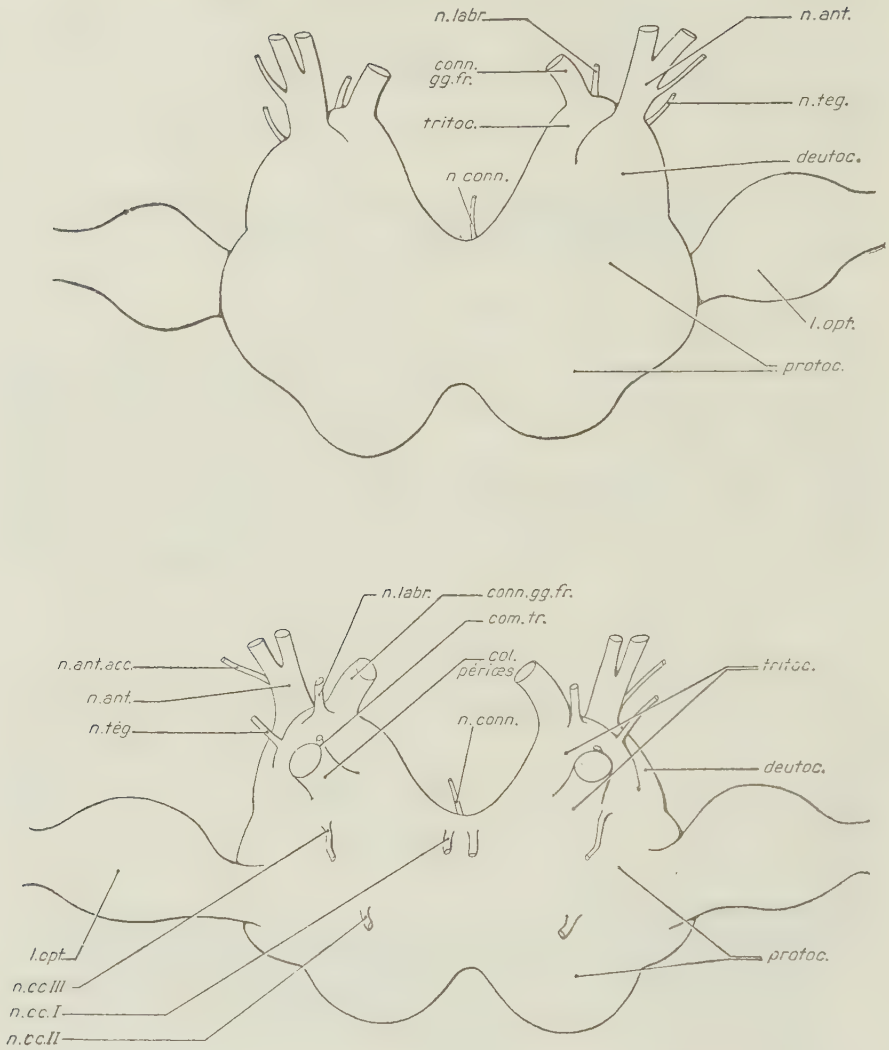


FIG. 14. — Cerveau, vue dorsale et ventrale.

com. tr. : commissure tritocérébrale ; *conn. gg. fr.* : connectifs cérébro-frontaux ; *deutoc.* : deutocérébron ; *col. périoes.* : collier péri-œsophagien ; *l. opt.* : lobe optique ; *n. ant.* : nerf antennaire ; *n. ant. acc.* : nerf antennaire accessoire ; *n. c. c. I, II, III* : nervi corporis cardiaci I, II, III ; *n. conn.* : nervus connectivus ; *n. labr.* : nerf labral ; *n. teg.* : nerf tégumentaire ; *protoc.* : protocérébron ; *tritoc.* : tritocérébron.

Le protocérébron représente la totalité de la partie fusionnée des lobes cérébraux ; dans sa partie dorsale, il est nettement séparé du deutocérébron qui, entouré de nombreux neurones d'assez grande taille, constitue la partie antérieure du cerveau (microphoto. 1, 2, 3). Dans les plans

médians et ventraux la limite des différents lobes est moins distincte, car ils s'accolent étroitement les uns aux autres ; le tritocérébron nettement moins développé que le deutocérébron constitue la limite antéro-ventrale du cerveau (4 à 9).

Les différentes parties et les principales formations fibreuses protocérébrales se distinguent aisément : les lobes protocérébraux, les calices (microphoto. 4 à 9), les tiges, les tubercules postérieurs des corps pédonculés (1 et 2) et les lobes latéraux du protocérébron moyen (2 et 3),

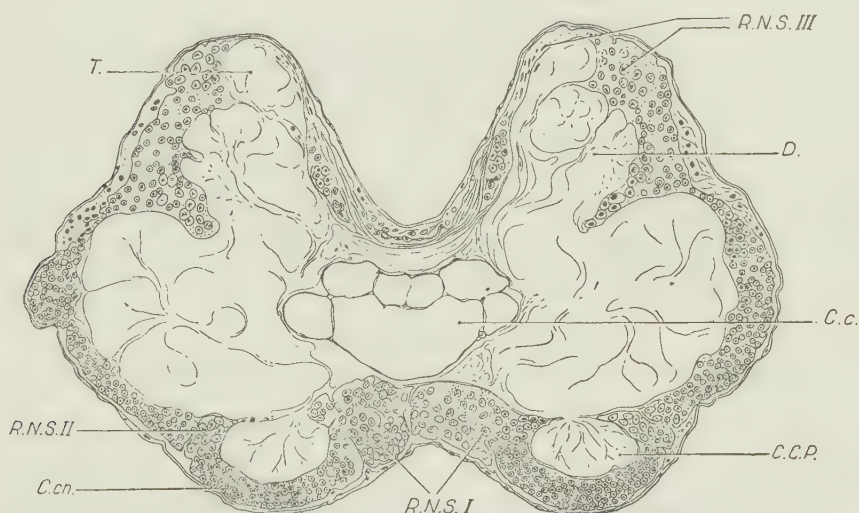


FIG. 15. — Vue d'ensemble du cerveau en coupe frontale. *Carausius morosus*, femelle adulte.

C. c. : corps central ; C. ch. : cellules chromatiques ; C.C.P. : calice des corps pédonculés ; D. : dentocérébron ; R.N.S. I, II, III : région neurosécrétrice I (*pars intercerebralis*), II (cellules d'origine des *nervi corporis cardiaci* II), III (tritocérébrale) ; T. : tritocérébron.

occupent les parties latérales. Dans la région médiane on observe successivement, dans les différents plans dorso-ventraux : le trajet des *nervi corporis cardiaci* (1), les tubercules antérieurs ou médians (1 à 5) et accessoires (3, 4, 5) des corps pédonculés, le corps central (3, 4, 5) formé de deux capsules superposées, le pont protocérébral (8).

Il faut noter que chez ces espèces, les calices des corps pédonculés n'ont pas leur forme usuelle de coupes ; ils sont assez réduits et comprennent une seule formation fibreuse hémisphérique entourée de nombreuses petites cellules chromatiques (cellules chromatiques II). Cette réduction des calices des corps pédonculés s'accompagne, comme on l'observe souvent (HANSTRÖM), d'un développement compensateur marqué des

lobes latéraux du protocérébron moyen, autour desquels on retrouve ici, comme chez les espèces les plus primitives, de nombreuses cellules chromatiques (cellules chromatiques III) ¹ ; les lobes latéraux sont réunis par deux larges commissures passant l'une en avant des tubercules antérieurs des corps pédonculés, l'autre entre ceux-ci et le corps central. Les tubercules des corps pédonculés sont également bien développés et l'on note la présence d'un tubercule accessoire. La figure 16 reproduit en vue dorsale et ventrale l'aspect sous lequel se présentent les corps

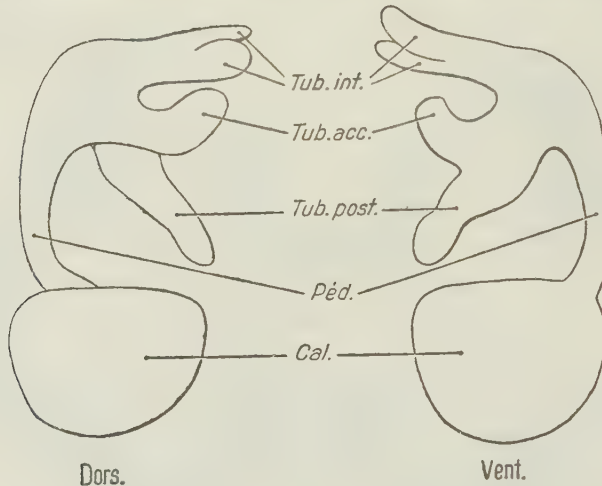


FIG. 16. — Corps pédonculés. *Carausius morosus*. Vue dorsale et ventrale (dessin d'après dissection).

Cal. : calice ; *Péd.* : pédoncule ; *Tub. acc.* : tubercule accessoire ; *Tub. int.* : tubercule interne ou médian ; *Tub. post.* : tubercule postérieur.

pédonculés lorsqu'on les isole par dissection du reste du cerveau. Elle permet de comprendre la disposition des différents éléments, qu'il est assez difficile de reconstituer d'après les coupes seules. La tige quitte le calice à un niveau ventral (microphoto. 6 et 7), elle s'oriente vers l'avant, s'incurvant dorsalement et latéralement ; les tubercules lui font suite, tubercules antérieurs ou médians, limitant, au contact du corps central, la région médiane du protocérébron moyen, tubercules accessoires accolés latéralement à celui-ci, tubercules postérieurs ou internes s'orientant vers l'arrière et se terminant non loin des calices des corps pédonculés.

Les microphotographies permettent d'observer, par ailleurs, la disposition des principales commissures proto et deutocérébrales, ainsi

1. La présence de cellules chromatiques (cellules chromatiques 1) s'observe également au voisinage du pont protocérébral.

que le trajet de deux paires de tractus importants ; ce sont d'une part les tractus olfactorio-globulaires qui émergent des calices des corps pédonculés au voisinage de la tige (microphoto. 6) et relient ceux-ci au deutocérébron (4) ; d'autre part les tractus chiasmatiques qui, issus des grands neurones situés à la partie postéro-ventrale du protocérébron moyen, s'incurvent dorsalement, longent extérieurement les *nervi corporis cardiaci I* et atteignent le tritocérébron après un long trajet adjacent au bord interne des lobes deutocérébraux (4 et 5).

Les neurones occupent dans l'ensemble une position périphérique et ne s'étendent largement, à l'intérieur du cerveau, que dans la partie postérieure de la *pars intercerebralis*. Les éléments qui occupent la partie dorso-médiane de cette région sont des cellules neuro-sécrétrices dont les axones constituent les *nervi corporis cardiaci I* (microphoto. 1 à 6). Elles sont limitées latéralement par les cellules chromatiques entourant les corps pédonculés, antérieurement par le corps central, puis ventralement par des neurones de type banal, les cellules chromatiques du pont protocérébral et de nombreux grands neurones plasmatiques (6).

2. — Les éléments neuro-sécréteurs de la *pars intercerebralis*.

Comme le signalait HANSTRÖM, les cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* dont les prolongements constituent les *nervi corporis cardiaci I*, sont d'assez grands éléments, souvent piriformes qui peuvent être distingués aisément par leur cytoplasme abondant fortement chromophile. Lorsque fut entreprise la mise en évidence dans ces éléments de produits de sécrétion figurés sous forme de grains, les phénomènes de neuro-sécrétion étaient encore peu étudiés chez les Insectes et il semblait utile de consacrer un certain temps à leur description. (DUPONT-RAABE, 1951 *b* ; 1952 *a*). Depuis lors la publication d'un nombre important de travaux décrivant chez des espèces variées l'existence de produits de sécrétion décelables histologiquement dans des éléments homologues, a fourni d'amples renseignements sur ce point et rend inutile une description par trop détaillée (voir SCHARRER, 1954, 1955 *c* — GABE, 1955).

La région neuro-sécrétrice de la *pars intercerebralis* occupe chez les Phasmides une assez grande superficie puisqu'elle représente la totalité de la partie dorsale et médiane de cette dernière ; elle compte un grand nombre de cellules de tailles variées, dans lesquelles on peut mettre en évidence la présence de grains de sécrétion qui sont bien conservés par les

fixateurs aqueux et même alcooliques, et apparaissent distinctement après des colorations telles que le trichrome de Masson ou l'azan, colorés en noir dans le premier cas, en rouge vif dans le second.

L'abondance des produits de sécrétion varie considérablement avec les espèces : chez *Carausius morosus* (microphoto. 2, planche III), *Bacillus rossii*, *Eurycnema goliath*, les grains de sécrétion sont relativement rares quel que soit le stade de l'animal étudié ; chez *Clitumnus extradentatus* (*Cuniculina annamensis*), (microphoto. 3, pl. III), ils sont au contraire extrêmement abondants et c'est sans doute ce qui donne à la région neuro-sécrétrice de la *pars intercerebralis* une coloration externe nettement bleutée¹. Les phénomènes de neuro-sécrétion se présentent chez cette espèce d'une façon particulièrement spectaculaire, notamment chez les femelles en ponte², chez lesquelles la plupart des cellules sont littéralement bourrées de granules qui remplissent la totalité du cytoplasme et dont on peut observer le cheminement le long des larges axones de ces neurones (fig. 17) (microphoto. 5, planche III). Les axones s'assemblent dans la partie médiane de la région neuro-sécrétrice, pour constituer les *nervi corporis cardiaci* I. On constate la présence de nombreux granules dans la partie proximale des *nervi corporis cardiaci* I aussi bien chez *Clitumnus* que chez les autres espèces, mais ils sont assez rares dans le reste du trajet intra et extra-cérébral de ces nerfs.

On peut reconnaître sur un même animal des éléments représentant les différentes étapes de l'activité sécrétoire cellulaire. Celle-ci semble pouvoir se caractériser comme suit (fig. 18) (microphoto. 4, pl. III) : 1^o forte colorabilité du cytoplasme ; 2^o apparition de granules de petite puis de grande taille, dont le nombre augmente et qui confluent parfois en flaques assez larges ; 3^o disparition des granules et apparition de larges vacuoles le plus souvent périphériques. Ce dernier stade du cycle s'observe surtout dans des éléments de taille particulièrement grande, situés à la partie postérieure dorsale de la *pars intercerebralis*, et dont le nombre augmente au cours de la croissance de l'Insecte. Chez les jeunes larves les cellules de très grande taille sont en nombre réduit, la plupart des éléments sont assez petits et il semble que l'accroissement cellulaire coïncide avec l'entrée en fonction progressive de l'activité sécrétoire.

1. Cette particularité représente un avantage remarquable du point de vue expérimental (voir p. 128-9).

2. On observe généralement dans les 24 à 48 heures qui suivent la mue, une disparition ou une diminution importante des produits de sécrétion.

Du point de vue cytologique, les cellules de la région neuro-sécrétrice ne semblent pas présenter de particularités notables en ce qui concerne l'appareil de Golgi formé d'assez nombreux dictyosomes en écailles répartis uniformément dans l'ensemble du cytoplasme ; il n'a pas été

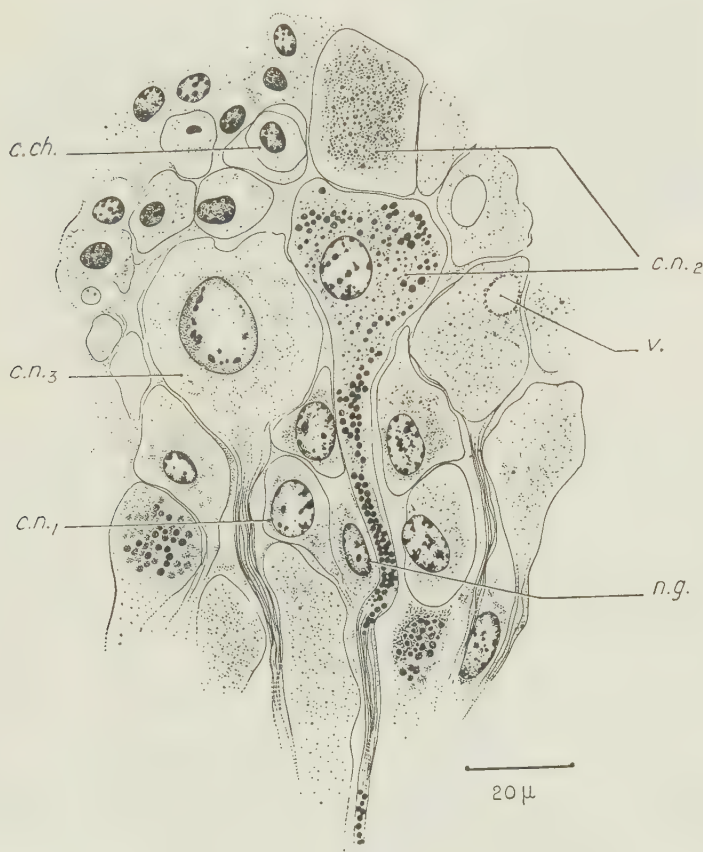


FIG. 17. — Cheminement des produits de sécrétion le long des axones qui vont constituer les *nervi corporis cardiaci* I. *Clitumnus extradentatus*, femelle en ponte. Bouin, azan.

c. ch. : cellules chromatiques ; *c.n. 1* : cellules neuro-sécrétrice jeune ; *c.n. 2* : cellule neuro-sécrétrice en pleine activité ; *c.n. 3* : cellule neuro-sécrétrice âgée (cytoplasme lacunaire) ; *n. g.* : noyaux gliaux ; *V.* : vacuole.

possible de confirmer les observations de LEVINSON et PLATANOVA sur l'abeille, selon lesquelles l'apparition des grains de sécrétion s'accompagnerait d'une disparition de l'appareil de Golgi ; il semble que ce dernier soit seulement plus difficile à distinguer lorsque le cytoplasme de la cellule est rempli de granulations colorées en jaune, après une imprégnation osmique précédée d'une fixation au Champy. Le chondriome

des cellules neuro-sécrétrices est abondant et fortement chromophile, notamment dans les stades qui précèdent la formation des granules (microphoto. 2, pl. V).

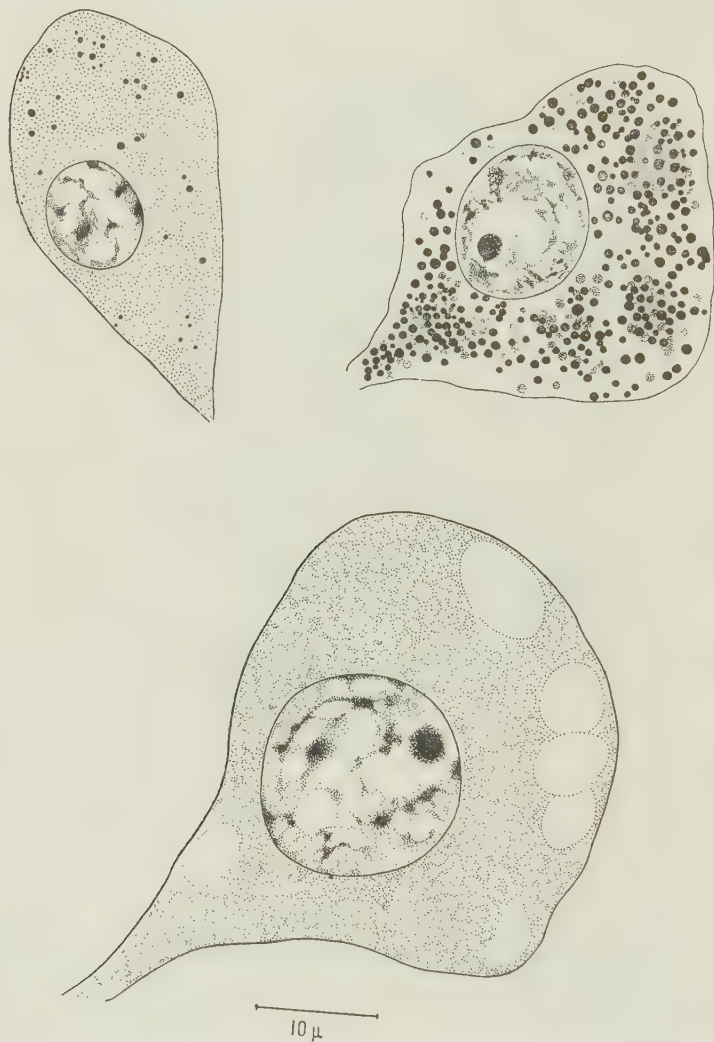


FIG. 18. — Les étapes successives de l'activité sécrétoire cellulaire.

L'application de la coloration à l'hématoxyline chromique de Gomori qui s'est révélée, au cours de ces dernières années, si fructueuse dans l'étude de la neuro-sécrétion, ne donne pas des résultats notablement différents de ceux obtenus au moyen des techniques histologiques cou-

rantes ; elle rend possible cependant une coloration plus nette des produits de sécrétion le long des fibres nerveuses ; de plus, elle permet de mettre en évidence dans les corps cellulaires et également dans les *nervi corporis cardiaci* I, à leur émergence du cerveau, la présence de deux produits de sécrétion d'affinités tinctoriales différentes. La plupart des granules se colorent en bleu-noir par l'hématoxyline chromique, mais l'on peut observer également la présence de produits de sécrétion colorés par la phloxine, qui, assez abondants chez *Clitumnus*, sont généralement répartis en flaques irrégulières d'assez grande taille ; plus rares chez *Carausius*, ils affectent le plus souvent la forme de fines granulations disposées à la périphérie des larges vacuoles incolores.

B. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES.

1. — *Injectons d'extraits.*

Une fois la connaissance topographique de la région neuro-sécrétrice de la *pars intercerebralis* acquise, il devenait possible de l'isoler électivement du reste du cerveau et de tester comparativement l'activité des deux portions ainsi séparées (fig. 20, I). Étant donné la grande disproportion de leurs volumes respectifs, les doses injectées ont été de 1/2, 1 et 10 pour la *pars intercerebralis*, de 1/2 pour le reste du cerveau.

Tableau VII. — ACTIVITÉ COMPARÉE DE LA *pars intercerebralis* ET DU RESTE DU CERVEAU.

Portion du cerveau utilisée	Fraction injectée	Nombre d'animaux injectés	Réaction chromatique moyenne
<i>Pars intercerebralis</i>	1/2	23	1,4
	1	11	2,2
	10	5	1,4
Reste du cerveau	1/2	22	4,9

Les résultats obtenus, relatés dans le tableau ci-contre, montrent clairement que les extraits de la *pars intercerebralis* sont dépourvus de toute activité en ce qui concerne les mouvements pigmentaires ; même l'injection d'une dose équivalant aux éléments neuro-sécréteurs de dix

cerveaux ne provoque aucune réaction. Le reste du cerveau se révèle au contraire aussi actif que les extraits totaux. Il semble donc que la *pars intercerebralis* n'est pas intéressée dans l'élaboration de la substance chromactive.

2. — Ablation élective de la *pars intercerebralis*.

Les expériences d'injection ont mis en évidence l'inactivité des extraits de la *pars intercerebralis*. On ne peut en déduire cependant que l'élaboration de la substance pigmentaire ne s'effectue pas dans cette portion du cerveau, car il peut se faire qu'une substance se trouve au sein des corps cellulaires qui l'élaborent sous la forme d'un précurseur inactif. Il en va précisément ainsi chez les Crustacés, où les substances chromactives de la glande du sinus qui sont élaborées dans l'organe X, se trouvent au niveau de cet organe sous une forme généralement inactive, et n'acquièrent qu'après ébullition une activité comparable à celle de la glande du sinus. Le problème doit donc être également posé pour les Insectes : est-il possible que malgré l'inactivité de ses extraits, la *pars intercerebralis* soit le lieu d'élaboration de la substance chromactive ? L'ébullition ne confère pas d'activité aux extraits de cette région ; mais ceci n'est pas un argument décisif car on peut supposer qu'en faisant intervenir d'autres facteurs (un milieu acide ou alcalin, par exemple) on pourrait provoquer la transformation d'une prosubstance éventuelle. De telles recherches seraient nécessairement assez longues, c'est pourquoi il a semblé préférable de trancher la question par un autre type d'expériences : les expériences d'ablations électives de la *pars intercerebralis* ; en effet si l'élaboration d'une prosubstance dont dérive la substance chromactive se fait réellement dans la *pars intercerebralis*, on devra nécessairement observer après l'ablation de cette région une suppression de la variation chromatique.

TECHNIQUE OPÉRATOIRE. — L'ablation élective de la *pars intercerebralis* a, pour des raisons de commodité expérimentale et pour permettre une plus grande précision, été réalisée non seulement sur *Carausius morosus*, mais également sur une autre espèce de Phasmides, *Clitumnus extradentatus* (*Cuniculina annamensis*), qui présente des variations chromatiques nycthémerales assez contrastées. En effet, chez *Carausius morosus*, ce type d'intervention est assez difficile, car les cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* n'ont pas la teinte blanche bleutée

qui, chez certaines espèces d'Insectes, permet de les distinguer à la dissection ; les limites exactes de la région à enlever ne peuvent donc être reconnues extérieurement. Seule une bonne connaissance de l'anatomie interne du cerveau et une certaine habitude permettent de réaliser l'ablation de la totalité des éléments neuro-sécréteurs, sans léser simultanément le corps central et les corps pédonculés situés antérieurement et latéralement à la région neuro-sécrétrice. Chez *Clitumnus* au contraire¹ l'opération est grandement facilitée par la coloration très nettement bleutée des éléments neuro-sécréteurs, qui contraste avec la couleur blanche jaunâtre du reste du cerveau (fig. 19) ; ainsi l'ablation peut être

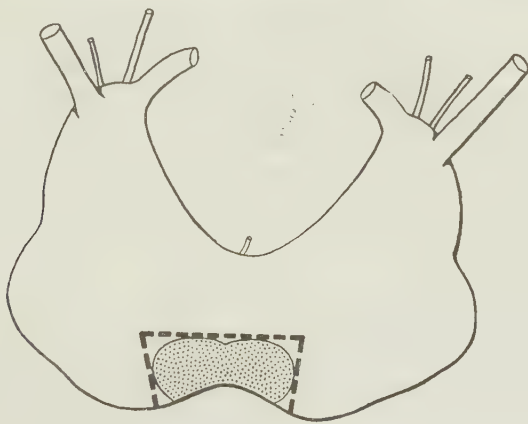


FIG. 19. — Ablation élective de la pars intercerebralis chez *Clitumnus extradentatus*.

effectuée commodément et intéresser exclusivement les cellules neuro-sécrétrices.

Chez les deux espèces l'opération s'effectue par une ouverture dorsale des téguments, un peu plus petite que celle nécessitée par l'ablation du cerveau. Le corps gras dorsal est retiré. Il est nécessaire pour éviter des écrasements et des déformations de l'ensemble des centres cérébraux d'utiliser des ciseaux d'ophtalmologiste, fins et tranchants. L'ablation peut être alors réalisée sans dommage pour le reste du cerveau par trois sections nettes ; deux sections latérales séparent d'abord la région neuro-sécrétrice des calices des corps pédonculés ; ensuite, les ciseaux sont introduits latéralement, et isolent par une section transversale la région à enlever des portions fibreuses qui lui sont adjacentes antérieurement.

RÉSULTATS DES INTERVENTIONS. — a) *Carausius morosus*. — L'ablation élective de la *pars intercerebralis* a été réalisée sur 24 animaux :

1. Cette espèce a été choisie à l'issu de l'examen de plusieurs espèces différentes (DUPONT-RAABE, 1951).

elle laisse subsister dans la presque totalité des cas (23/24) la possibilité d'une adaptation nycthémerale normale.

Un seul animal n'a jamais présenté de réaction d'assombrissement maximale ; il a adopté au crépuscule du 2^e, 3^e, 4^e jour après l'opération une livrée intermédiaire.

L'assombrissement crépusculaire s'est répété 3 et 4 fois de suite chez la moitié environ des opérés ; chez un animal même, on a pu noter sa persistance jusqu'au 20^e jour. Chez les autres opérés, il a eu lieu une ou deux fois ; dans certains cas, assez sérieusement troublée pendant les premiers jours, la variation chromatique est redevenue normale à partir du 6^e jour (tableaux 11 et 12).

L'état des animaux n'est généralement pas altéré à la suite de cette intervention et la vie se prolonge pendant 10 à 15 jours, parfois davantage. L'alimentation, souvent suspendue pendant les premiers jours, reprend habituellement au 3^e ou 4^e jour. Il est probable que sa suppression définitive dans certains cas résulte d'une lésion du corps central ou des corps pédonculés, laquelle retentit peut-être également sur la régularité de la variation chromatique.

b) *Clitumnus extradentatus*. — L'opération a été faite sur 10 animaux (5 préimagos et 5 imagos). Ici, comme précédemment, la réaction crépusculaire a persisté en dépit de l'ablation complète des éléments neuro-sécréteurs, qui a pu être vérifiée histologiquement. Les résultats obtenus ont été particulièrement nets chez les imagos : 4 animaux sur 5 ont présenté un retour absolument régulier de la variation crépusculaire pendant les 4 jours durant lesquels ils ont été suivis (tableau 13).

CONCLUSION. — Les réponses observées à la suite de l'ablation élective de la *pars intercerebralis*, chez *Carausius* et *Clitumnus*, montrent incontestablement que la sécrétion de la substance chromactive peut continuer à s'effectuer normalement en l'absence des éléments neuro-sécréteurs de cette partie du cerveau, et, s'ajoutant aux résultats négatifs des injections d'extraits, conduit à envisager comme de moins en moins probable que cette partie du cerveau intervienne dans les phénomènes chromatiques. Un dernier argument peut être avancé cependant, suggéré par de nombreuses données récentes qui conduisent à considérer la *pars intercerebralis*, non comme une formation glandulaire indépendante, mais comme la partie d'un système complexe comprenant également les *nervi corporis cardiaci* I et les *corpora cardiaca*, au niveau desquels

s'effectuent la mise en réserve et la décharge des substances élaborées dans la *pars intercerebralis* du cerveau. S'il en va ainsi dans le cas des substances chromactives, on peut concevoir que l'ablation de la *pars intercerebralis* seule ne suffise pas à interrompre la sécrétion de l'hormone pigmentaire, puisque les *corpora cardiaca* subsistent et peuvent éventuellement demeurer fonctionnels. De nouvelles expériences ont été entreprises pour vérifier la validité de ce point de vue.

3. — Ablations couplées de la *pars intercerebralis* et des *corpora cardiaca*.

Ces opérations ont été effectuées comme précédemment à la fois sur *Carausius morosus* et sur *Clitumnus extradentatus*.

Il est à noter que si l'ablation de la *pars intercerebralis* seule ne perturbe apparemment pas les animaux, l'ablation simultanée des *corpora cardiaca* et de la *pars intercerebralis* se révèle au contraire comme extrêmement grave et les animaux opérés meurent généralement à partir du 4^e ou 5^e jour qui suit l'intervention.

Les résultats obtenus sur *Carausius* ont été assez hétérogènes : sur 13 animaux opérés, 6 ont présenté une disparition de la réaction crépusculaire, chez les 7 autres l'assombrissement s'est produit de façon normale au moins une fois et s'est répété 2 fois dans certains cas (tableau 14). Il est probable que les troubles observés sont dus à des lésions cérébrales importantes résultant des difficultés opératoires, car chez *Clitumnus* au contraire, les réponses ont été parfaitement homogènes et ont toujours montré la persistance de la variation crépusculaire. Les réactions chromatiques ont été absolument normales chez tous les opérés (9 animaux) pendant les deux jours suivant l'intervention ; elles ont persisté pendant 3 jours chez 5 opérés et parfois jusqu'à 4 et 5 jours, notamment dans les cas de bonnes survies à l'opération (3 animaux) (tableau 15). Ni l'ablation de la *pars intercerebralis*, ni l'ablation couplée de la *pars intercerebralis* et des *corpora cardiaca*, n'entraîne donc une disparition de l'adaptation chromatique.

4. — Conclusion.

Des expériences de types divers ont été réalisées pour rechercher si l'élaboration de la substance chromactive cérébrale s'effectuait dans la *pars intercerebralis*. Les résultats obtenus permettent de répondre par

la négative : les extraits de la *pars intercerebralis* sont inactifs, l'ablation élective de la *pars intercerebralis*, de même que l'ablation simultanée de la *pars intercerebralis* et des *corpora cardiaca* ne supprime pas la sécrétion hormonale qui commande le changement de couleur crépusculaire. Il faut donc admettre que c'est dans une autre partie du cerveau, où la présence d'autres éléments neuro-sécréteurs devra être recherchée, que s'effectue la sécrétion de la substance chromactive.

II. — Mise en évidence de la région sécrétrice.

A. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES.

1. — *Injectons d'extraits.*

L'hypothèse d'une intervention des éléments neuro-sécréteurs de la *pars intercerebralis* dans l'élaboration de la substance chromactive cérébrale ayant été exclue, il reste à rechercher quelle pourrait être la portion du cerveau où s'effectue le processus sécrétoire qui nous intéresse.

Des expériences d'injections d'extraits, entreprises pour tester comparativement l'activité de différentes portions du cerveau ont permis d'apporter une réponse à ce problème.

Expérience I : *Partage du cerveau en moitié antérieure et postérieure.* — Dans une première expérience, le cerveau a été partagé par une section transversale médiane en deux portions, antérieure et postérieure approximativement égales : la portion antérieure représente le tritocérébron, le deutocérébron et le tiers antérieur du protocérébron ; la portion postérieure comprend la plus grande partie du protocérébron : *pars intercerebralis*, cellules protocérébrales d'origine des *nervi corporis cardiaci* II, corps central, calices et tiges des corps pédonculés, cellules chromatiques, partie postérieure des lobes protocérébraux (voir données anatomiques pl. II et fig. 20, II).

Les effets obtenus à la suite de l'injection des extraits effectués à partir de ces deux portions cérébrales sont particulièrement spectaculaires ; en effet, alors que les extraits de la moitié antérieure du cerveau provoquent la réaction chromatique caractéristique des extraits cérébraux, les extraits de la moitié postérieure se montrent dépourvus de toute activité. Une telle réussite incite à tenter une localisation plus précise.

Expérience II : *Partage longitudinal du cerveau en une portion médiane et deux latérales.* — Un tel partage a été effectué essentiellement pour tester l'activité de la portion cérébrale comprenant la totalité du trajet des *nervi corporis cardiaci I* ; c'est donc en quelque sorte une expérience complémentaire des expériences d'extraits de la *pars intercerebralis*, relatées précédemment.

Deux sections longitudinales paramédianes séparent des deux portions latérales adjacentes, une portion médiane étroite comprenant la *pars intercerebralis*, le corps central, les tubercules antérieurs des corps pédonculés et le trajet intra-cérébral complet des *nervi corporis cardiaci I*. (fig. 20, III).

Les résultats sont, ici aussi, extrêmement nets : les extraits de la portion médiane sont totalement inactifs ; les extraits des portions latérales provoquent une réaction maximale. L'activité, précédemment constatée, de la moitié antérieure du cerveau n'est donc pas due à la présence des *nervi corporis cardiaci I*, qui s'entrecroisent et émergent dans la région médiane antérieure du protocérébron.

Expériences III et IV : *Partages transversaux du cerveau.* — Les deux premières expériences réalisées permettent de localiser la substance chromactive dans les portions latérales antérieures du cerveau : c'est-à-dire dans une région représentant le tritocérébron, le deutocérébron et la partie antérieure du protocérébron. On peut essayer de préciser encore cette localisation par deux types de partages transversaux. Dans l'expérience III, le cerveau est subdivisé en trois fragments : le premier comprend le tritocérébron et la moitié antérieure du deutocérébron ; le second, la moitié postérieure du deutocérébron et la moitié antérieure du protocérébron ; le troisième, la moitié postérieure du protocérébron (fig. 20, IV). La moyenne des réponses observées est respectivement de 4,7, 3,2 et 2,2. Les extraits du dernier fragment sont inactifs comme on pouvait s'y attendre, ceux du deuxième fragment sont pourvus d'une certaine activité, mais seul les extraits du fragment antérieur possèdent une activité considérable.

L'expérience IV permet de tracer une limite encore plus précise autour de la zone active. Le cerveau est partagé en deux portions seulement, ce qui permet d'ailleurs d'opérer de façon plus correcte car les différentes structures fibreuses intriquées les unes dans les autres se déforment au cours de sections répétées. La portion antérieure représente

le trito et le deutocérébron ; la portion postérieure la totalité du protocérébron (fig. 20, V). Les réponses observées sont de nouveau extrêmement contrastées : seul l'extrait de la partie antérieure représentant l'ensemble du tritocérébron et du deutocérébron est actif. Le protocérébron est dépourvu de toute activité.

Tableau VIII. — ACTIVITÉ DES DIFFÉRENTES PORTIONS DU CERVEAU
CHEZ *Carausius morosus*.

Portion du cerveau utilisée	Fraction injectée	Nombre d'animaux injectés	Réaction chromatique moyenne
<i>Expérience I</i>			
Moitié antérieure (1)	1/2	19	5
Moitié postérieure (2)	1/2	15	1,2
<i>Expérience II</i>			
Portion médiane (1)	1/2	15	1,6
Portions latérales (2)	1/2	29	4,9
<i>Expérience III</i>			
Portion 1 (tritocérébron + 1/2 antérieure deutocérébron)	1/2	35	4,7
Portion 2 (1/2 postérieure deutocérébron + 1/2 antérieure protocérébron)	1/2	16	3,2
Portion 3 (1/2 postérieure protocérébron)	1/2	18	2,2
<i>Expérience IV</i>			
Tritocérébron + deutocérébron	1/2	35	4,7
Protocérébron	1/2	20	2,3

Les résultats particulièrement nets obtenus dans ces expériences d'injections d'extraits effectués à partir de différentes portions cérébrales montrent que la sécrétion de la substance chromactive ne s'effectue pas dans des éléments dispersés dans l'ensemble du cerveau, mais se limite dans une région relativement peu étendue de cet organe : la région deuto et surtout tritocérébrale. Une séparation complète de ces deux parties est malheureusement bien difficile à réaliser.

Tableau IX. — RÉPARTITION DE L'ACTIVITÉ AU VOISINAGE DE LA PARTIE MÉDIANE DU CERVEAU : RÉPONSES MOYENNES OBTENUES DANS DIFFÉRENTES SÉRIES EXPÉRIMENTALES UTILISANT DES EXTRAITS EFFECTUÉS À PARTIR DE PORTIONS MÉDIANES PLUS OU MOINS LARGES.

Extraits utilisés	Réaction chromatique moyenne
extrait 1	1,3
extrait 2	1,7
extrait 3	2
extrait 4	4,2
extrait 5	4,7

Il faut signaler que les parties deuto ou tritocérébrales situées au voisinage de la ligne médiane possèdent probablement une certaine activité, car des extraits effectués sur le type de l'expérience III, mais en utilisant des portions médianes plus larges, révèlent parfois une activité assez forte (tableau IX).

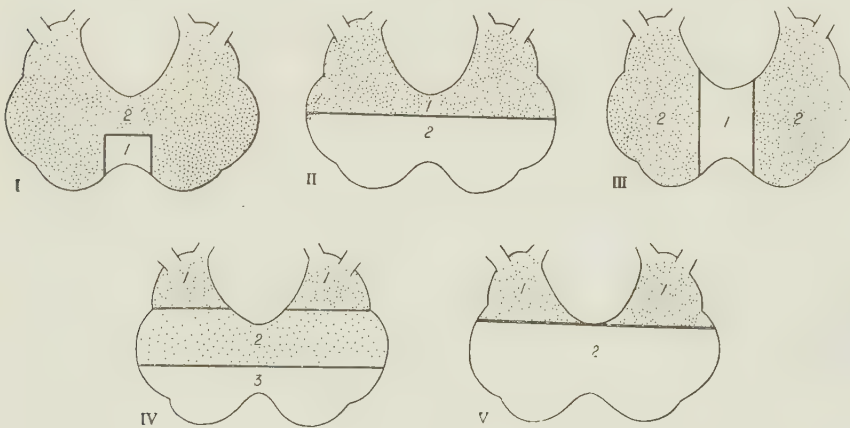


FIG. 20. — Répartition de la substance chromactive dans le cerveau : schémas des expériences au cours desquelles des extraits sont effectués à partir de différentes portions du cerveau.

Les extraits des portions représentées en blanc sont dépourvus d'activité ; les extraits des portions représentées en pointillés lâches possèdent une activité moyenne ; les extraits des portions représentées en pointillés serrés possèdent une activité maximale.

2. — Ablations électives.

La localisation de la sécrétion de la substance chromactive dans la partie deuto et tritocérébrale du cerveau permet d'apporter une nouvelle interprétation à l'interruption de l'adaptation chromatique obtenue

par ATZLER à la suite d'une section réalisée entre le protocérébron et le deuto et tritocérébron. Cet auteur expliquait le résultat de cette intervention en supposant que le tritocérébron était un centre nerveux régulateur auquel était soumis le fonctionnement d'une formation glandulaire extracérébrale qui élaborait l'hormone pigmentaire ; il est clair à présent que l'interprétation doit être différente : le tritocérébron représente lui-même la formation glandulaire intéressée dans la sécrétion de la substance chromactive.

J'ai effectué, à titre de vérification, quelques expériences d'ablation élective des portions deuto et tritocérébrales du cerveau.

TECHNIQUE OPÉRATOIRE. — Ces opérations sont plus faciles que les ablations électives de la *pars intercerebralis* ; elles se font comme précédemment au moyen de pinces ciseaux d'ophtalmologiste. Deux simples sections séparent d'abord les régions à enlever, pointes cérébrales antérieures, du reste du cerveau, qui représente la partie fusionnée des deux hémisphères ; ensuite seulement sont sectionnés les nombreux nerfs qui en émergent et les rattachent à la capsule céphalique (nerfs antennaires, nerfs tégumentaires, nerfs labraux, connectifs cérébro-frontaux, collier péri-œsophagien).

RÉSULTATS DE L'INTERVENTION. — L'ablation de la portion tritocérébrale et deutocérébrale du cerveau a entraîné chez les animaux opérés une suppression de l'adaptation chromatique crépusculaire (tableau 16). Le résultat obtenu précédemment se trouve donc confirmé. La vie des opérés s'est prolongée pendant 7 à 9 jours ; l'alimentation a été suspendue ; le repos diurne a fait place à une activité continuelle. Cette intervention a, du point de vue de la chromaticité aussi bien que du point de vue du comportement, les mêmes conséquences qu'une ablation complète du cerveau ou qu'une section proximale du collier péri-œsophagien.

B. — RECHERCHES HISTOLOGIQUES ET CYTOLOGIQUES.

L'absence d'activité, du point de vue de la chromaticité, des éléments neuro-sécréteurs de la *pars intercerebralis* du cerveau, incitait à rechercher, au moyen de techniques histologiques et cytologiques diverses, s'il n'existerait pas dans le cerveau des Phasmides d'autres éléments que des caractéristiques cytologiques particulières permettraient de suspecter d'une activité endocrine. Ces recherches ont permis de faire

un certain nombre de remarques concernant différents éléments cérébraux ; de plus, elles ont permis la mise en évidence des cellules neuro-sécrétrices protocérébrales d'origine des *nervi corporis cardiaci* II, qui n'avaient jamais été identifiées chez les Phasmides, et, fait particulièrement intéressant pour la présente étude, elles ont permis également de déceler dans la partie tritocérébrale du cerveau, la présence de produits de sécrétion qui ont probablement une relation avec la substance chromactive cérébrale, puisque leur localisation coïncide avec la répartition de cette dernière, observée expérimentalement.

1. — *Remarques relatives à différents types cellulaires présents dans le cerveau.*

TECHNIQUES TOPOGRAPHIQUES. — L'application au cerveau des techniques histologiques topographiques : colorations au trichrome de Masson ou à l'azan, précédées de fixation au Bouin alcoolique, au picroformol ou au Carnoy, permet de caractériser, en schématisant quelque peu, différents types cellulaires qui seront brièvement décrits :

Éléments trachéens. — Leurs noyaux étroitement accolés aux nombreuses et fines trachées cérébrales sont très fortement colorés, de forme triangulaire et de taille réduite (microphoto. 1, pl. IV).

Éléments névrogliaux. — L'enveloppe du cerveau est constituée par des cellules généralement aplaties pourvues d'un cytoplasme assez chromophile dans lequel les techniques mitochondriales révèlent la présence d'un chondriome extrêmement riche ; en certains points, notamment dans la partie postéro-ventrale du tritocérébron, ces cellules sont plutôt massives et disposées en plusieurs couches superposées. Les éléments gliaux sont présents en grand nombre à la périphérie du cerveau et se trouvent également au contact des différentes structures fibreuses internes. Seuls leurs noyaux fortement chromophiles, de forme allongée et quelque peu irrégulière, peuvent être distingués. Leur taille est généralement de l'ordre de 10 μ , mais l'on peut observer également, notamment au contact de l'enveloppe cérébrale, la présence de certains noyaux gliaux géants semblables à ceux décrits par HANSTRÖM chez *Lygaeus* ; (la présence de tels noyaux a également été signalée par CAZAL chez d'autres espèces). La plus grande dimension de ces noyaux fortement étirés peut atteindre 50 μ (microphoto. 1 et 5, pl. IV).

Éléments nerveux : Cellules chromatiques. — Les cellules chromatiques sont situées principalement autour des calices des corps pédonculés ; on les trouve également au voisinage du pont protocérébral et des lobes latéraux du protocérébron moyen ; ce sont de tout petits éléments arrondis de 8 à 10 μ de diamètre. Leur noyau très fortement chromophile, entouré d'une mince collerette cytoplasmique, occupe la presque totalité de la cellule. Après fixation topographique, ces éléments sont particulièrement aisés à reconnaître car leur chromatine se rassemble en une masse compacte qui n'occupe qu'une partie du noyau. Il s'agit probablement là d'un phénomène de contraction dû à la fixation puisqu'il ne s'observe pas après une fixation cytologique (Helly, Regaud, Champy) ; il se produit d'ailleurs dans d'autres neurones de taille moyenne et dans certains neurones de grande taille ; il est curieux de constater que les noyaux de certains types cellulaires tels que les cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* et quelques grands neurones plasmatiques ne montrent jamais un tel aspect. De plus, il a été possible de vérifier sur de nombreuses préparations que les noyaux de certaines cellules chromatiques situées au contact immédiat des calices des corps pédonculés ne se présentent jamais sous cette forme (microphoto. 6, pl. IV)

Neurones de taille moyenne. — La plupart des neurones qui occupent la périphérie des centres cérébraux et également la partie postéro-ventrale de la *pars intercerebralis* sont d'une taille moyenne allant de 10 à 20 μ . Leur cytoplasme est peu abondant ; leurs noyaux se présentent parfois sous un aspect normal avec une chromatine pulvérulente dispersée uniformément, mais a le plus souvent le même aspect que dans les cellules chromatiques. Les neurones ressemblent alors assez fortement à ces dernières dont ils diffèrent seulement par une taille légèrement plus grande et un cytoplasme un peu plus abondant. Ce sont d'ailleurs, comme les cellules chromatiques, des neurones d'association (microphoto. 1 et 4, pl. IV).

Grands neurones plasmatiques. — Outre les cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* qui se distinguent par la chromophilie de leur cytoplasme et la présence de grains de sécrétion, on peut observer l'existence dans le cerveau d'un certain nombre de grands neurones plasmatiques dont la taille, parfois supérieure à celle des cellules neuro-sécrétrices, peut dépasser 50 μ . Ils sont répartis en différents points et sont probablement pour la plupart des neurones moteurs. Les fibres

qui en partent sont destinées aux nerfs antennaires (groupe important de grands neurones deutocérébraux), au ganglion frontal par le trajet du *nervus connectivus* (grands neurones de la partie dorsale antérieure du protocérébron moyen), et surtout au collier péri-œsophagien qui reçoit, semble-t-il, en totalité ou tout au moins en partie, les fibres de l'important *tractus chiasmaticus* issu des nombreux grands neurones plasmatiques qui s'étendent dans la partie latérale de la *pars intercerebralis* au niveau du pont protocérébral¹ (microphoto. 2, pl. IV), et essentiellement dans la partie ventro-latérale des lobes protocérébraux (microphoto. 4, pl. IV). On peut constater également la présence de trois grands neurones situés dans différents plans tangentiels à la pointe externe des lobes protocérébraux non loin de l'émergence des lobes optiques, de quelques grands neurones tritocérébraux (microphoto. 3, pl. IV), et de deux grappes de neurones d'assez grande taille situés dans la région postérieure des lobes protocérébraux (microphoto. 3, pl. IV). Après fixation et coloration topographique, on ne peut observer dans aucun de ces grands neurones la présence de grains de sécrétion. Certains d'entre eux ont un cytoplasme homogène et un noyau contracté (neurones deutocérébraux, neurones de la région dorsale du protocérébron moyen) ; d'autres, les plus grands, possèdent un noyau normal et un cytoplasme fortement lacunaire qui pourrait permettre de penser à une activité glandulaire.

TECHNIQUES CYTOLOGIQUES. — L'utilisation des techniques topographiques courantes permettant donc uniquement la mise en évidence de phénomènes de neuro-sécrétion dans les cellules de la *pars intercerebralis*, la mise en œuvre des techniques cytologiques a été entreprise : imprégnation de l'appareil de Golgi (KOLATCHEV-NASSONOV), coloration mitochondriale (fuchsine d'Altmann-picrate de vert de méthyle selon GABE, 1947).

Comme l'indique la figure ci-contre, l'appareil de Golgi des différents éléments diffère assez peu ; il est constitué par des dictyosomes en écaille typiques, répartis uniformément dans le cytoplasme. L'utilisation de cette technique, de même que l'emploi des colorations mitochondriales permet cependant de remarquer plus nettement encore que précédemment l'aspect réticulé du cytoplasme des grands neurones plasmatiques

1. A ce niveau les grands neurones plasmatiques sont situés au voisinage immédiat des cellules neuro-sécrétrices.

(microphoto. 1, pl. V) ; de plus, l'une comme l'autre, permettent la mise en évidence de phénomènes de neuro-sécrétion qui seront décrits plus loin.

Le chondriome des cellules chromatiques et des neurones de taille

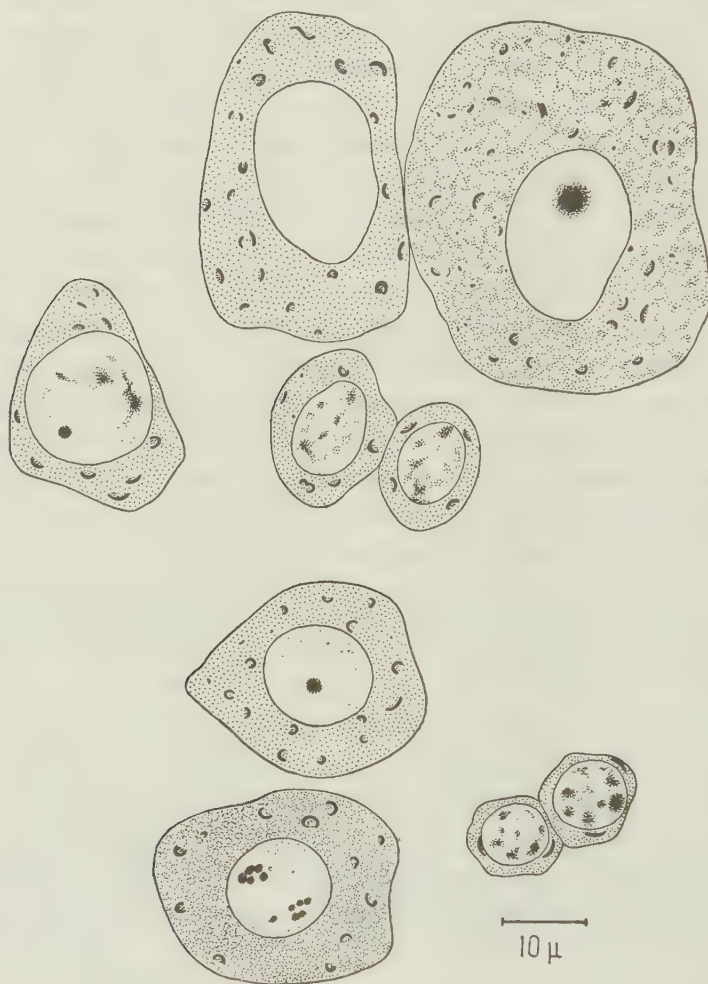


FIG. 21. — L'appareil de Golgi des différents neurones. De gauche à droite et de bas en haut : cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis*, cellules chromatiques, neurones de taille moyenne, grands neurones plasmatiques, l'un au cytoplasme homogène, l'autre au cytoplasme fortement réticulé. *Carausius morosus*, femelle en ponte. KOLATCHEV-NASSONOV.

moyenne n'est ni très abondant ni très coloré ; il est particulièrement riche dans les cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis*, dans les cellules de l'enveloppe cérébrale (microphoto. 2, pl. V) et dans certains grands neurones plasmatiques (microphoto. 1, pl. V).

2. — Cellules neuro-sécrétrices d'origine des *nervi corporis cardiaci* II.

Ces éléments ne peuvent être distingués, chez les Phasmides, comme ils le sont chez certaines espèces (voir GABE, 1955), après les fixations aqueuses ou alcooliques qui ne permettent probablement pas la conser-

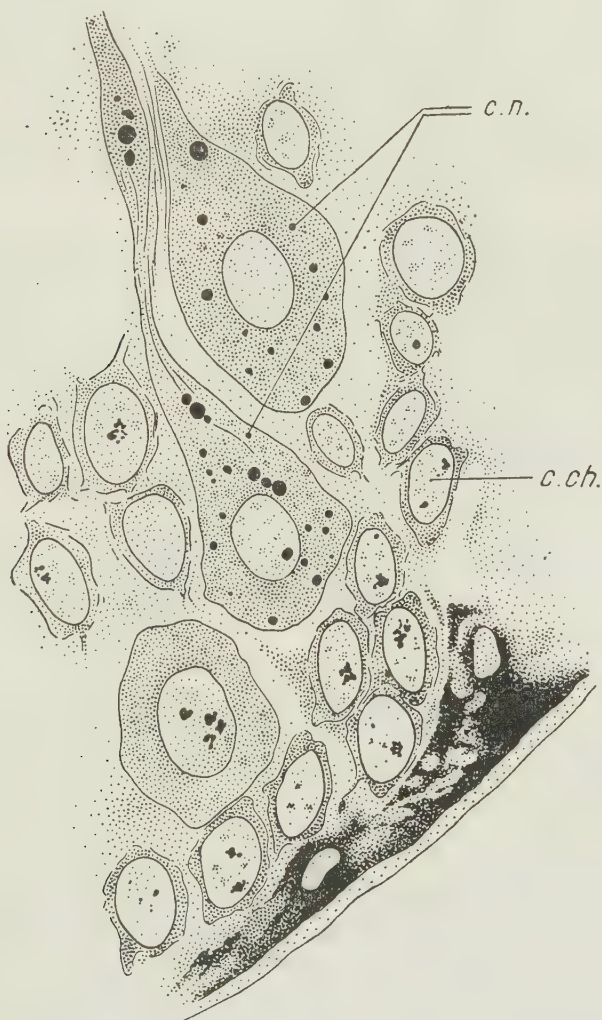


FIG. 22. — Cellules d'origine des *nervi corporis cardiaci* II. Les produits de sécrétion apparaissent nettement après l'utilisation d'une technique cytologique (Helly postchromé, fuch sine d'Altmann). *Carausius morosus*, femelle en ponte.

c. ch. : cellules chromatiques ; c. n. : cellules neuro-sécrétrices.

vation de leurs produits de sécrétion ¹, (microphoto. 3, pl. V), mais peuvent être identifiés assez facilement après l'emploi du Kolatchev-Nassonov, de la fuschine d'Altmann ou simplement après une coloration à l'héματοxyline précédée d'une fixation au Helly, au Champy ou au Regaud (fig. 22, microphoto. 4, pl. V).

Ils sont localisés à la partie postérieure des lobes protocérébraux, latéralement aux cellules chromatiques des calices des corps pédonculés,

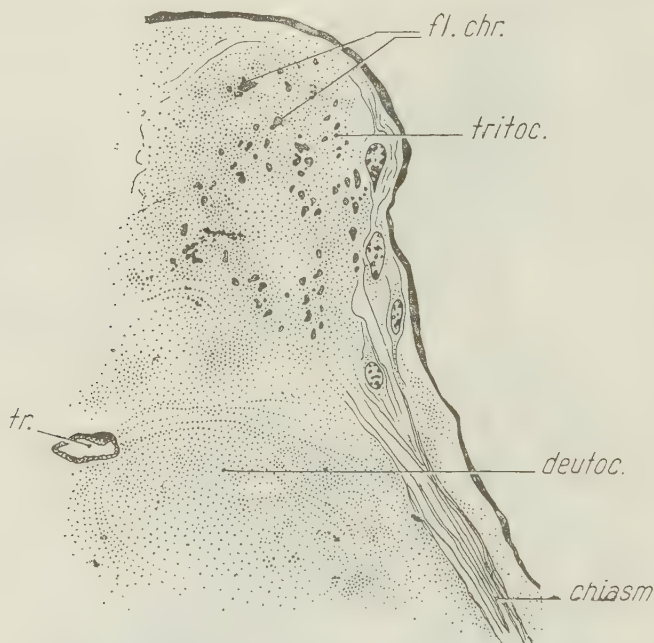


FIG. 23. — Neuro-sécrétion tritocérébrale. Nombreuses flaques chromophiles réparties dans la région fibreuse antéro-médiane du tritocérébron. *Clitumnus extradentatus*, femelle en ponte. Champy, héματοxyline ferrique.

chiasm. : tractus chiasmaticus ; *deutoc.* : deutocérébron ; *fl. chr.* : flaques chromophiles ; *tr.* : trachée ; *tritoc.* : tritocérébron.

et disposés en deux grappes voisines comprenant chacune 5 à 6 cellules. On peut y déceler la présence de grains de sécrétion de grande taille, généralement peu nombreux, répartis dans les corps cellulaires et dans les axones qui vont constituer les *nervi corporis cardiaci* II. Comme dans le cas de la *pars intercerebralis*, certains éléments neuro-sécréteurs sont de grande taille, alors que d'autres sont de taille moyenne ou même

1. L'utilisation de l'héματοxyline chromique de Gomori précédée d'une fixation au picroformol est également infructueuse.

petite. Les faisceaux de fibres qui en partent, contournent les corps pédonculés en direction dorso-ventrale, émergent à la face ventrale du cerveau et vont innervier les *corpora cardiaca*.

3. — *Neuro-sécrétion tritocérébrale.*

La présence de produits de sécrétion, qui ne peuvent être décelés après l'utilisation des techniques topographiques, peut être observée comme précédemment, plus difficilement il est vrai, dans la partie tritocérébrale du cerveau, après l'utilisation d'une fixation cytologique. Ces produits de sécrétion constituent de larges flaques fortement colorées réparties dans la portion fibreuse interne du tritocérébron¹ (fig. 23,



FIG. 24. — Neuro-sécrétion tritocérébrale. Trainées moniliformes accolées au bord externe de fibres d'un diamètre assez large, *Clitumnus extradentatus*, femelle en ponte. Champy, hématoxyline ferrique.

microphoto. 5, pl. V). Le produit de sécrétion ne se présente pas là sous forme de granules ronds intra-axoniques, mais en trainées moniliformes accolées au bord externe de fibres d'un diamètre souvent assez large (fig. 24, microphoto. 7, pl. V). Le trajet complexe de ces fibres n'a pu malheureusement être suivi jusqu'à présent et l'on est réduit à des hypothèses en ce qui concerne leur destination, comme en ce qui concerne leurs éléments d'origine. Ces derniers sont peut-être identifiables à certains neurones plasmatiques situés dans les portions latérales du tritocérébron et au sein desquels on observe la présence d'inclusions chromophiles de forme irrégulière (fig. 25, microphoto. 6, pl. V); l'un de ces neurones est aisément repérable, car il se trouve au contact immédiat de l'émer-

1. Il est intéressant de rapporter ici une observation de VIALLANES (1886) sur les Orthoptères, signalant l'existence dans le lobe glomérulé du tritocérébron de ces Insectes, d'un faisceau de fibres tranchant sur les autres par leur coloration intense après traitement à l'acide osmique.

gence du nerf tégumentaire. Les noyaux de ces neurones présentent souvent un aspect échancré assez particulier qui semble indiquer l'existence d'une sécrétion nucléaire. Il est probable que les fibres dont il s'agit sont destinées au collier péri-œsophagien car on peut noter dans celui-ci, de même que dans le ganglion sous-œsophagien, la présence de plaques d'un type analogue.

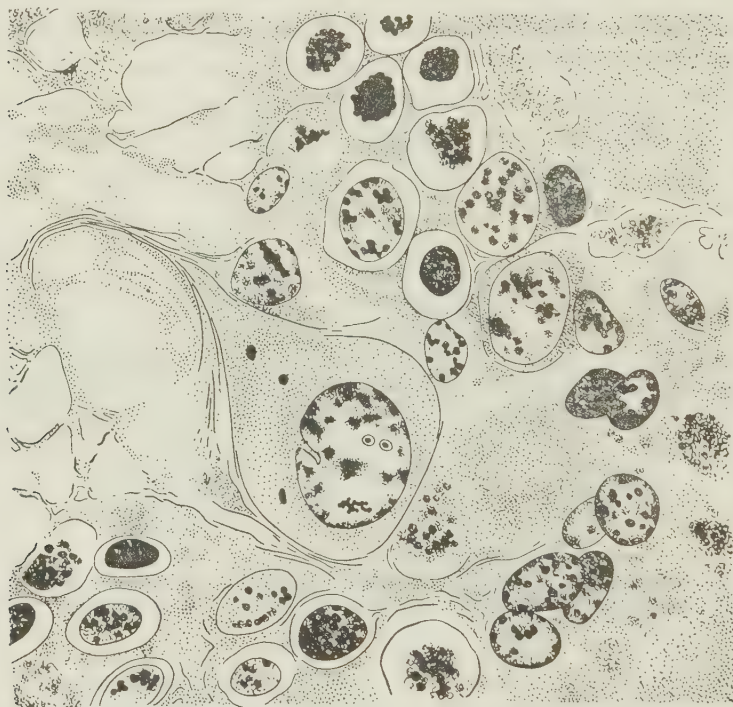
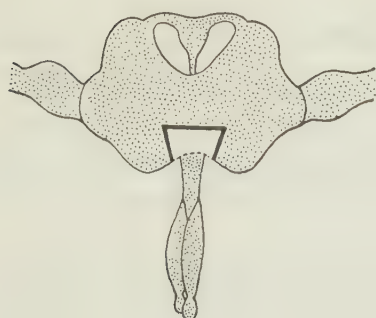


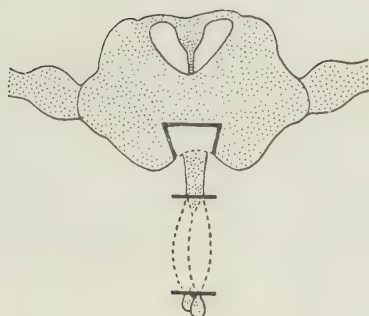
FIG. 25. — Neuro-sécrétion tritocérébrale. Grand neurone plasmatique situé à la partie postéro-ventrale du tritocérébron. Après fixation et coloration cytologique on peut observer la présence de quelques inclusions chromophiles ; aspect souvent échancré du noyau. *Carausius morosus*, femelle en ponte. Helly postchromé, fuchsine d'Altmann.

Il est intéressant de constater au terme de cette étude que la mise en évidence histologique dans le tritocérébron de produits de sécrétion différant par leur solubilité dans les fixateurs, des produits de sécrétion élaborés dans la *pars intercerebralis*, confirme les données expérimentales mettant en évidence la localisation dans cette même partie du cerveau de la substance chromactive cérébrale. Il est tentant de penser qu'il existe une relation entre la substance décelable histologiquement et la substance chromactive décelable expérimentalement.



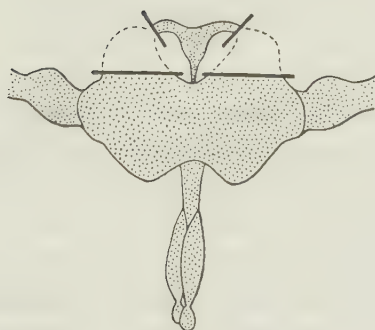
→ Adaptation crépusculaire persistante.

ABLATION DE LA PARS INTERCEREBRALIS.



→ Adaptation crépusculaire persistante.

ABLATION COUPLÉE PARS INTERCEREBRALIS-CORPORA CARDIACA.



→ Adaptation crépusculaire supprimée.

ABLATION DU DEUTO ET DU TRITOCÉRÉBRON.

FIG. 26. — Recherches expérimentales ultérieures. Schémas des différentes interventions opératoires.

III. — Conclusion.

La partie du cerveau dans laquelle s'effectue la sécrétion de la substance chromactive n'est ni la *pars intercerebralis*, ni la région des éléments neuro-sécréteurs protocérébraux latéraux, dans lesquelles des signes évidents de neuro-sécrétion peuvent être néanmoins décelés histologiquement.

L'élaboration de la substance chromactive se fait dans la partie deutotritocérébrale du cerveau. Seuls les extraits de cette région sont actifs sur les pigments. L'ablation de cette région interrompt l'adaptation chromatique, que l'ablation de la *pars intercerebralis* et l'ablation couplée de la *pars intercerebralis* et des *corpora cardiaca* laisse subsister normalement. L'utilisation de certaines techniques histologiques permet de mettre en évidence dans cette partie du cerveau la présence de produits de sécrétion qui ont probablement un rapport avec la substance chromactive. Ce sont essentiellement des flaques fortement chromophiles dispersées dans la région fibreuse tritocérébrale. On observe également, la présence de grains de sécrétion dans certaines cellules tritocérébrales d'assez grande taille ; celles-ci sont peut-être les éléments sécréteurs de la substance chromactive.

CHAPITRE VII.

LES CORPORA CARDIACA ET LA SUBSTANCE CHROMACTIVE

On a vu précédemment que l'ablation des *corpora cardiaca* n'apporte aucune perturbation au déroulement de la variation chromatique nycthémerale, ce qui incite à penser que ces organes ne jouent aucun rôle dans l'adaptation chromatique physiologique. Les expériences d'injections d'extraits permettent cependant de déceler, dans les *corpora cardiaca*, la présence d'une substance chromactive qui semble différer qualitativement de la substance cérébrale. Les recherches qui seront rapportées ici ont été entreprises afin de vérifier ce dernier point et d'essayer de mettre en évidence expérimentalement quel peut être le rôle exercé par les *corpora cardiaca* dans le changement de couleur physiologique. Des expériences ont été faites également afin de déterminer si la subs-

tance des *corpora cardiaca* est élaborée dans les éléments sécréteurs de cet organe, ou si elle représente un produit de neuro-sécrétion cérébral, simplement stocké et transformé dans les *corpora cardiaca*.

I. — La substance chromactive des *corpora cardiaca* diffère qualitativement de la substance cérébrale.

Les premières expériences ont apporté un certain nombre de faits en faveur de l'hypothèse d'une différence de nature existant entre la substance chromactive cérébrale et la substance chromactive présente dans les *corpora cardiaca*. Rappelons brièvement que l'activité seulement moyenne des extraits concentrés de *corpora cardiaca* (dose injectée égale à l'unité) ne semble pouvoir être attribuée à une teneur en substance chromactive extrêmement faible et proche par conséquent du seuil de concentration efficace. On a pu observer en effet, d'une part qu'une dilution considérable de la substance cérébrale ne diminue pas son activité, d'autre part que l'activité des extraits de *corpora cardiaca* se modifie insensiblement lorsque l'on injecte des doses plus faibles. Il est donc logique de penser que les *corpora cardiaca* ne contiennent pas la substance cérébrale mais une substance chromactive différente dont l'action sur l'Insecte consiste à induire une migration modérée des pigments.

La vérification de cette hypothèse a pu être faite en utilisant comme test pour la comparaison des substances chromactives du cerveau et des *corpora cardiaca*, les chromatophores de Crustacés. Cette voie apparemment paradoxale d'aborder le problème a été suggérée par les résultats des expériences d'injections croisées effectuées précédemment par HANSTRÖM, BROWN et MEGLITSCH et THOMSEN, dont il découlait qu'une substance céphalique présente chez différentes espèces d'Insectes était capable d'induire chez les Crustacés une concentration des pigments sombres des chromatophores (HANSTRÖM), et se trouvait localisée dans les *corpora cardiaca* (BROWN et MEGLITSCH ; THOMSEN). Si, comme l'affirmaient ces auteurs, les extraits cérébraux se montraient dépourvus de toute activité vis-à-vis des chromatophores sombres des Crustacés que les extraits de *corpora cardiaca* influençaient si fortement, la preuve était faite de la nature différente des substances contenues dans ces deux organes.

Ces expériences ont été reprises en utilisant comme effecteurs les

chromatophores de la crevette *Leander serratus*. Les résultats détaillés seront rapportés dans la troisième partie de ce travail. En ce qui concerne le problème soulevé ici, il suffira de relater que les résultats des auteurs se sont trouvés complètement confirmés : les extraits cérébraux n'ont aucune action sur les chromatophores sombres de *Leander serratus* ; les extraits de *corpora cardiaca* au contraire sont extrêmement actifs. Les substances chromactives contenues dans ces organes sont donc nécessairement différentes ; on ne peut invoquer l'existence de différences quantitatives entre les teneurs respectives du cerveau et des *corpora cardiaca* puisque l'on a vu précédemment que, vis-à-vis de l'Insecte, le cerveau est beaucoup plus actif que les *corpora cardiaca*. L'action des extraits des *corpora cardiaca* est semblable vis-à-vis des chromatophores de Crustacés à l'action des extraits des pédoncules oculaires de ces animaux. L'activité de ces derniers extraits a été testée vis-à-vis des pigments de l'Insecte. Les réactions obtenues ont été du même type que lors d'une injection d'extrait de *corpora cardiaca* : les extraits pédonculaires de *Leander serratus* provoquent chez l'Insecte un assombrissement certain mais non maximum et les réponses observées montrent toujours, comme pour les extraits de *corpora cardiaca*, une certaine hétérogénéité. Ceci conduit à penser que la substance des *corpora cardiaca* est proche de la substance pédonculaire, peut-être même identique à celle-ci.

L'activité des extraits cérébraux et des extraits de *corpora cardiaca* a été testée également vis-à-vis des chromatophores d'autres Crustacés : il est intéressant de noter qu'un autre Natantia, *Crangon vulgaris*, et l'Isopode, *Ligia oceanica*, réagissent par une contraction énergique de leurs mélanophores aux extraits de *corpora cardiaca*, mais sont également sensibles aux extraits cérébraux, ceux-ci provoquant une concentration des mélanophores d'ampleur généralement plus faible. Ces deux Crustacés se comportent donc différemment de *Leander*, vis-à-vis des substances chromactives d'Insectes. Toutes deux sont actives sur les mêmes effecteurs, mais les réactions qu'elles suscitent diffèrent par leur ampleur. Il en va précisément ainsi chez l'Insecte ; l'ampleur des réactions provoquées respectivement par les deux substances, chez les Crustacés et les Insectes, est cependant inverse. Le fait que certains effecteurs soient capables de réagir à l'un et à l'autre de ces extraits, selon des modalités différentes il est vrai, suggère que les substances dont il s'agit pourraient être assez proches.

Des expériences récentes, effectuées en collaboration avec deux auteurs anglais, CARLISLE et KNOWLES ont permis, par l'utilisation de la technique de micro-électrophorèse sur papier, d'apporter une démonstration définitive de la différence existant entre la substance chromactive cérébrale et la substance des *corpora cardiaca*. En effet, si l'on effectue par électrophorèse la séparation des substances contenues dans le cerveau et les *corpora cardiaca* des Insectes, les bandes actives obtenues à partir des extraits de ces organes diffèrent par leur position : dans les conditions utilisées, la substance cérébrale C se maintient aux alentours du point de déposition de l'extrait, alors que la substance A des *corpora cardiaca* pourvue d'une légère charge positive se déplace de façon constante de 0,5 cm à 3 cm de l'origine. Sa position et ses propriétés sont identiques à celles d'une substance A contenue dans la glande du sinus et les organes post-commissuraux du Crustacé *Leander serratus*. On ne peut déceler ni la présence de substance C dans les extraits de *corpora cardiaca*, ni la présence de substance A dans les extraits cérébraux. Ces deux organes contiennent deux substances différentes et ne contiennent chacun que l'une d'entre elles.

II. — Essais de mise en évidence expérimentale d'un rôle exercé par les *corpora cardiaca* dans la régulation de l'adaptation chromatique.

On sait maintenant que les *corpora cardiaca* contiennent une substance chromactive différente de la substance cérébrale et dont l'action sur les Insectes consiste à induire une migration modérée des pigments. Cette substance n'intervient pas, on l'a vu, dans la régulation périodique de l'adaptation crépusculaire. Le problème qui se pose est donc le suivant : quel peut être le rôle exercé dans l'adaptation chromatique par la substance A des *corpora cardiaca* ?

A. — LES CORPORA CARDIACA RÉGISSENT-ILS DE FAÇON SPÉCIFIQUE LES MIGRATIONS DES LIPOCHROMES ?

La première hypothèse que l'on peut envisager est que l'Insecte requiert pour la commande des migrations des différents pigments qu'il possède, l'intervention de substances différentes. Dans ce cas les animaux utilisés dont les variations chromatiques sont imputables presque exclusivement aux déplacements des pigments noirs, ne constituent pas un

bon test pour l'interprétation du rôle des *corpora cardiaca*, qui pourrait être de régir de façon spécifique la migration des pigments jaune-orangé.

Les expériences d'ablation des *corpora cardiaca* ont donc été reprises en utilisant comme test des animaux dépourvus de pigment noir chez lesquels les variations chromatiques nycthémerales, d'une ampleur d'ailleurs plus faible, sont dues uniquement aux déplacements du pigment jaune orangé. Les animaux choisis ont été des *Carausius morosus* présentant des variations du jaune très pâle à l'ocre rouge et également des *Clitumnus extradentatus* à livrée diurne beige très clair, à livrée nocturne ocre rouge.

Les résultats obtenus (relatés dans le tableau 18, où les stades adoptés par les animaux sont affectés comme précédemment d'un indice allant de 1 à 5) n'ont pas apporté confirmation de l'hypothèse proposée. Dans l'un et l'autre cas la variation crépusculaire s'est déroulée normalement malgré l'absence des *corpora cardiaca*. La substance chromactive de ces organes n'est donc pas un facteur spécifique de commande des mouvements intra-cellulaires des lipochromes.

B. — LES CORPORA CARDIACA ASSURENT-ILS UNE REPRISE ACTIVE A PARTIR DU SANG DE LA SUBSTANCE CHROMACTIVE CÉRÉBRALE ?

L'existence de contacts étroits entre les *corpora cardiaca* et le vaisseau dorsal conduit à se demander si le rôle des *corpora cardiaca* dans l'adaptation chromatique physiologique ne serait pas, au lieu de libérer une substance active sur les pigments, d'assurer la reprise à partir du sang de la substance chromactive cérébrale. Un tel dispositif pourrait permettre au changement de couleur de s'exercer avec une plus grande précision et une plus grande rapidité, notamment dans le cas d'une nécessité d'éclaircissement rapide.

J'ai tenté de vérifier cette hypothèse en comparant la durée requise pour l'éclaircissement chez des animaux en adaptation crépusculaire, pourvus ou dépourvus de leurs *corpora cardiaca*. L'éclaircissement a été provoqué par l'ablation du cerveau effectuée entre 22 et 23 heures sur des animaux à livrée nocturne.

Les sujets pourvus des *corpora cardiaca* et les sujets dépourvus de ces organes se sont éclaircis dans des délais approximativement égaux (tableaux X et 19). Les *corpora cardiaca* ne semblent donc pas intervenir dans l'élimination de la substance cérébrale. La comparaison de l'activité

des extraits effectués à partir des organes d'animaux clairs et d'animaux sombres conduit d'ailleurs à la même conclusion, car les valeurs moyennes des réactions obtenues : de 3,8 pour des donneurs noirs et de 3,6 pour des donneurs clairs ne diffèrent pas de façon appréciable, comme ce devrait être le cas si les *corpora cardiaca* assuraient la reprise de l'hormone pigmentaire.

Tableau X. — COMPARAISON DE LA DURÉE REQUISE POUR UN ÉCLAIRCISSEMENT PROVOQUÉ PAR L'ABLATION DU CERVEAU CHEZ DES ANIMAUX NORMAUX ET CHEZ DES ANIMAUX PRIVÉS DES *corpora cardiaca*.

Nature de l'intervention	État chromatique des animaux			
	avant l'opération	1 h. après l'opération	2 h. après l'opération	3 h. après l'opération
Ablation du cerveau	5	4	2,1	1,6
Ablation du cerveau et des <i>corpora cardiaca</i>	5	4	2,5	1,9

C. — LES CORPORA CARDIACA INTERVIENNENT-ILS LORSQUE DES FACTEURS EXTERNES NON PÉRIODIQUES REQUIÈRENT UNE LIBÉRATION EXCEPTIONNELLEMENT PROLONGÉE DE SUBSTANCE CHROMACTIVE ?

Le transport d'animaux normaux en chambre humide entraîne pour des teneurs en eau de 95/100 à 100/100 l'apparition de la livrée crépusculaire qui se maintient tant que les animaux demeurent dans les mêmes conditions. Si ce séjour se prolonge pendant un temps assez long, on conçoit que l'organisme requiert une libération de substance chromactive de beaucoup supérieure à la normale. Met-il alors en jeu un dispositif d'appoint qui serait représenté par les *corpora cardiaca* ? On peut réaliser facilement une expérience permettant de répondre à cette question ; il suffira pour cela de soumettre des animaux à un séjour prolongé en chambre humide et de comparer les réactions présentées par les animaux normaux à celles d'animaux privés de leurs *corpora cardiaca*.

L'état chromatique des sujets des deux catégories, examiné de façon répétée pendant plusieurs jours, a toujours été sombre au maximum ; l'absence des *corpora cardiaca* n'empêche donc pas les animaux de se

maintenir pendant plusieurs jours en adaptation permanente à l'obscurité.

Il faut noter d'autre part que l'injection des extraits de *corpora cardiaca* d'animaux ainsi soumis à un épuisement en substance pigmentaire ne révèle aucune diminution d'activité (valeur moyenne des réactions : 4). Les *corpora cardiaca* ne semblent donc pas être mis en jeu lorsque les facteurs externes provoquent le maintien d'un assombrissement prolongé.

D. — LES CORPORA CARDIACA INTERVIENNENT-ILS LORSQUE, SOUS L'ACTION D'UN EXCITANT NON PÉRIODIQUE, L'ORGANISME REQUIERT UNE DÉCHARGE RAPIDE DE SUBSTANCE CHROMACTIVE ?

Il a été observé assez souvent que l'ablation du cerveau provoque, lorsqu'elle est effectuée sur des sujets en adaptation diurne, l'apparition d'un assombrissement transitoire assez fort mais non maximal, survenant 1 à 2 heures après l'opération. On peut expliquer cet assombrissement par une libération de substance chromactive cérébrale s'effectuant pendant le court laps de temps de 1 à 2 minutes que nécessitent l'anesthésie pré-opératoire et l'ouverture des téguments ; mais on peut envisager également qu'il résulte d'une décharge s'effectuant au niveau des *corpora cardiaca*. J'ai essayé d'apporter une réponse sur ce point en comparant les réactions obtenues après l'ablation du cerveau chez des animaux normaux et chez des animaux privés de leur *corpora cardiaca*.

Les réponses observées relatées dans le tableau ci-après (tableaux XI et 20), semblent indiquer une diminution de l'ampleur de la réaction post-opératoire chez les animaux privés de *corpora cardiaca*. On peut

Tableau XI. — AMPLEUR DE L'ASSOMBRISSEMENT POST-OPÉRATOIRE, APRÈS ABLATION DU CERVEAU, CHEZ DES ANIMAUX POURVUS ET DÉPOURVUS DE LEURS *corpora cardiaca*.

État de l'animal	Nombre d'animaux opérés	État chromatique des animaux	
		1 heure après l'intervention	2 heures après l'intervention
Animal normal	7	2,9	2,5
Animal privé des <i>corpora cardiaca</i>	2	1,7	1

donc envisager l'hypothèse selon laquelle les *corpora cardiaca* seraient mis en jeu lorsque l'organisme, en réponse à un traumatisme, nécessite une décharge brusque de substance chromactive. Dans ce cas, il devrait être possible de provoquer un assombrissement ménagé chez des animaux dépourvus de cerveau. Divers essais ont été faits : froid appliqué sur l'abdomen (au moyen d'un tampon imbibé d'éther), ligature mésothoracique, ouverture d'un volet dans le tégument dorsal du mésothorax (tableau 21). Les deux premières interventions ne sont guère efficaces, la troisième par contre provoque un assombrissement assez fort (3,8) des animaux privés de cerveau. Une sécrétion de substance chromactive peut donc s'effectuer en l'absence du cerveau.

Si l'on compare maintenant les réactions provoquées par ce type de traumatisme chez les animaux simplement privés de cerveau, et chez les animaux privés du cerveau et des *corpora cardiaca*, les valeurs moyennes des réponses sont de 3,8 dans le premier cas, de 2,4 dans le second. Il est donc possible que l'assombrissement des animaux privés de cerveau soit dû à l'intervention des *corpora cardiaca*.

Tableau XII. — AMPLEUR DE L'ASSOMBRISSEMENT CONSÉCUTIF A UN TRAUMATISME, CHEZ DES ANIMAUX PRIVÉS DE CERVEAU ET CHEZ DES ANIMAUX PRIVÉS DU CERVEAU ET DES *corpora cardiaca*.

État de l'animal	Nombre d'animaux opérés	État chromatique des animaux	
		1 heure après l'intervention	2 heures après l'intervention
Animal privé de cerveau	3	3,5	3,8
Animal privé du cerveau et des <i>corpora cardiaca</i>	7	2,6	2,4

Il faut noter cependant que si la valeur moyenne de 2,6 obtenue dans le cas des animaux dépourvus des *corpora cardiaca* semble accuser un affaiblissement sensible de la réaction post-opératoire, l'examen des réponses individuelles est moins convaincant ; en effet, certains animaux (3/7) demeurent capables de réagir au traumatisme par une réaction assez forte (3,5-3). (voir tableau détaillé 21). On ne peut donc considérer que cette expérience mette en évidence de façon incontestable la participation des *corpora cardiaca* à un assombrissement post-opératoire.

E. — CONCLUSION ET DISCUSSION.

Différentes hypothèses ont été avancées successivement afin d'apporter une explication au rôle exercé par les *corpora cardiaca* dans la variation chromatique physiologique. Des expériences ont été réalisées dont les résultats, brièvement relatés plus haut, ne permettent dans aucun cas de conclure véritablement à la validité de l'hypothèse proposée. On peut imaginer d'autres schémas explicatifs mais ils ne semblent pas devoir être retenus.

Peut-on concevoir que l'activité seulement moyenne des extraits des *corpora cardiaca* résulte de la présence dans ces organes de deux substances antagonistes, dont l'une commandant l'assombrissement des animaux est identique à la substance cérébrale, alors que l'autre qui agit sur les Crustacés provoque au contraire l'éclaircissement des Insectes ? Les expériences d'électrophorèse permettent de répondre par la négative ; en effet la substance assombrissante des extraits de *corpora cardiaca* n'occupe pas après électrophorèse la même position que la substance cérébrale mais semble au contraire être identifiable à la substance A ; de plus, le test, sur des *Carausius* sombres, des différentes portions du papier, n'a permis d'observer aucun éclaircissement des animaux injectés.

Est-il possible que la substance physiologiquement active soit la substance des *corpora cardiaca* et non la substance cérébrale qui serait seulement un précurseur de celle-ci ? Un tel schéma serait évidemment conforme à la notion maintenant classique de complexe neuro-endocrinien, mais il est impossible d'admettre que seule la substance des *corpora cardiaca* intervienne dans le changement de coloration rapide de l'Insecte puisqu'en l'absence de ces organes et en l'absence par conséquent d'une possibilité de transformation de la substance cérébrale les phénomènes de variation chromatique se déroulent normalement.

En conclusion, il semble que l'hypothèse la plus plausible pour expliquer la dualité des substances chromactives de l'Insecte et notamment la signification de la substance des *corpora cardiaca* dans la variation chromatique physiologique, est d'admettre que l'Insecte possède deux dispositifs mettant chacun en jeu une substance différente dont l'action sur la cellule hypodermique s'exerce selon des modalités particulières ; la substance cérébrale induit une migration proximale complète des pigments et par conséquent l'apparition d'une livrée noire, la substance des *corpora cardiaca* induit une migration ménagée et l'apparition d'une livrée gris foncé ¹. Ainsi l'Insecte peut adopter en dehors de l'état chromatique diurne, deux états chromatiques différents, dont le premier, le gris foncé, ne pourrait être dans le cas de la seule existence d'une subs-

1. L'injection des extraits de *corpora cardiaca* provoque une réaction dont la valeur moyenne est de 3,6 dans le cas d'extraits bouillis, de 2,7 seulement dans le cas d'extraits frais. Les implantats de *corpora cardiaca* induisent également un assombrissement assez faible (2,4).

tance cérébrale qu'un stade transitoire vers l'état noir, et peut, grâce aux *corpora cardiaca*, être maintenu de façon continue.

Si l'on compare le cas des Insectes à celui des Crustacés il semble logique d'admettre une telle hypothèse. Des Crustacés tels que les Crevettes peuvent réaliser un grand nombre de livrées en raison de la diversité et de l'indépendance de leurs effecteurs régis par des substances différentes (nombre de chromatophores comprenant plusieurs couches superposées de pigments de couleur différente dont les mouvements sont indépendants) ; chez l'Insecte l'effecteur est d'un type unique, les livrées adoptées ne peuvent donc être multiples que si les modalités de réaction de l'effecteur le sont.

III. — Rôle des *corpora cardiaca* dans la physiologie de l'insecte.

Les différentes hypothèses avancées jusqu'à présent tendaient à attribuer aux *corpora cardiaca* un rôle effectif dans la commande de l'adaptation chromatique physiologique. Il faut maintenant prendre en considération une autre possibilité, suggérée par la présence de substance chromactive dans les *corpora cardiaca* de nombreuses espèces d'Insectes dépourvues d'adaptation chromatique physiologique (HANSTRÖM, THOMSEN) et se demander si cette substance ne commanderait pas un phénomène différent de l'adaptation chromatique physiologique et n'agirait sur cette dernière qu'à titre supplémentaire ou même de façon fortuite en raison d'une parenté chimique avec la substance cérébrale¹.

Nos connaissances sur le rôle des *corpora cardiaca* dans la physiologie de l'Insecte sont assez confuses et si l'on fait le bilan des différentes recherches effectuées au cours des dernières années, il apparaît que ces organes pourraient intervenir en fait dans de nombreux phénomènes : croissance, régulation du rythme cardiaque et du péristaltisme intestinal, régulation du métabolisme de l'eau, genèse pigmentaire.

A. — CROISSANCE.

La notion récemment acquise² du cheminement des produits de neuro-sécrétion de la *pars intercerebralis* du cerveau, le long des *nervi*

1. Ainsi chez les Vertébrés l'A.C.T.H. est pourvue d'une certaine activité vis-à-vis des pigments en raison de sa parenté chimique avec l'interméline ; son rôle physiologique n'est cependant pas la régulation de l'adaptation chromatique.

2. Cette notion a été établie essentiellement d'après des données histologiques. Les expériences réalisées sur *Calliphora* (POSSOMPS) semblent lui apporter une confirmation expérimentale, puisque l'activation du constituant glande pérित्रachéenne de l'anneau de Weismann par le cerveau ne peut se réaliser que si les connexions nerveuses entre ces deux formations demeurent intactes.

corporis cardiaci I et de leur accumulation au niveau des *corpora cardiaca* où s'effectuerait la décharge dans le sang, implique l'idée d'une participation importante des *corpora cardiaca* dans le contrôle endocrine des phénomènes de croissance, puisque le facteur cérébral, élaboré dans les éléments neuro-sécréteurs de la *pars intercerebralis*, conditionne la sécrétion par les glandes prothoraciques (*Platysamia*), pérित्रachéennes (*Calliphora*), ou thoracique (*Rhodnius*), du facteur de croissance (hormone de mue) des Insectes.

B. — MÉTABOLISME DE L'EAU.

La ressemblance existant entre les complexes : *pars intercerebralis* — *corpora cardiaca* — *corpora allata*, hypothalamus — hypophyse postérieure — hypophyse antérieure, peut inciter à formuler l'hypothèse d'une intervention des *corpora cardiaca* dans la régulation du métabolisme de l'eau (HANSTRÖM, 1953). Une constatation de PFLUGFELDER effectuée précisément sur les Phasmides, lui fournit un appui histologique : en effet, selon cet auteur, l'examen des *corpora cardiaca* d'animaux soumis à une forte dessiccation en raison d'un jeûne prolongé, révèle une accumulation importante des granules de sécrétion contenus dans ces organes ; le retour de conditions normales avec une nourriture riche en eau est suivi d'un appauvrissement des *corpora cardiaca* en produits de sécrétion.

STUTINSKY, en 1953, testant comparativement sur le rat l'activité antidiurétique d'une solution de pitressine et des extraits de poudre de *pars intercerebralis* et de *corpora cardiaca* et *corpora allata* de la Blatte, observe que ces derniers provoquent un retard appréciable de l'élimination urinaire : 1 mg. de poudre de *pars intercerebralis* ou de *corpora cardiaca* et *corpora allata* équivaut par son activité à 2,5 milliunités de substance antidiurétique. Il faut rappeler à propos de cette dernière expérience que la présence d'un principe antidiurétique a également pu être mise en évidence dans le pédoncule oculaire des Crustacés : les extraits pédonculaires provoquent chez la grenouille une augmentation de la teneur en eau, comparable à celle que l'on observe après l'injection d'extraits neuro-hypophysaires (HELLER et SMITH, 1948).

Ces quelques éléments n'apportent pas une preuve décisive en ce qui concerne la validité de l'hypothèse proposée, ils n'en constituent pas moins un point de départ pour l'étude du rôle des *corpora cardiaca* dans la

régulation du métabolisme de l'eau, que l'Insecte peut, on le sait, exercer avec une grande précision, en dépit des conditions externes souvent défavorables. Il est peut-être intéressant de rappeler ici que le changement de couleur de l'Insecte est influencé par les facteurs osmotiques ; l'humidité de l'air, l'absorption d'eau par voie buccale, une injection d'eau distillée, provoquent l'assombrissement des animaux. Si un facteur provenant des *corpora cardiaca* régit le métabolisme de l'eau de l'Insecte, il pourrait s'agir de la substance A qui influence simultanément l'état chromatique des animaux ¹.

C. — RYTHME CARDIAQUE, PÉRISTALTISME INTESTINAL.

Les données concernant une intervention des *corpora cardiaca* dans la régulation du rythme cardiaque et de la contractilité de l'intestin et

ACTION DE DIFFÉRENTS EXTRAITS D'ORGANES SUR LA MUSCULATURE VÉGÉTATIVE DES INSECTES.

Organe utilisé Expérimentateur	Effecteur					
	Cœur		Tubes de Malpighi		Intestin	
	Amp.	Fré.	Amp.	Fré.	Amp.	Fré.
<i>Corpora cardiaca</i> :						
CAMERON-WIGGLESWORTH KOLLER	aug.	aug.	aug.	aug.	dim.	O dim.
Cerveau :						
KOLLER CAMERON	O	O		aug.		dim.
Ganglion sous-œsophagien :						
KOLLER CAMERON	O	O				dim.
<i>Corpora allata</i> :						
KOLLER CAMERON	O	O				aug.

Amp. : amplitude ; Fré. : fréquence ; O : pas d'effet ; aug. : augmentation ; dim. : diminution.

1. Il s'agirait cependant dans ce cas d'un facteur diurétique et non antidiurétique.

des tubes de Malpighi sont plus précises. On trouvera résumé dans le tableau ci-contre les réponses observées par KOLLER, CAMERON et WIGGLESWORTH, testant sur ces effecteurs les extraits de différents organes d'Insectes.

On peut considérer comme acquise dès à présent la notion d'une intervention des *corpora cardiaca* dans la régulation de la contractilité de la musculature végétative¹ ; le rôle des autres organes reste à préciser.

Selon CAMERON le facteur dont il s'agit, serait un orthodiphénol, différent de l'adrénaline et de tous les orthodiphénols actuellement connus ; il serait élaboré vraisemblablement dans les cellules glandulaires fondamentales des *corpora cardiaca*. En ce qui concerne le problème de son identification à la substance chromactive des *corpora cardiaca*, il n'a pas été possible à l'auteur d'obtenir des résultats décisifs².

D. — GENÈSE PIGMENTAIRE.

L'hypothèse d'une intervention des *corpora cardiaca* dans les phénomènes de genèse pigmentaire a été soutenue récemment par L'HÉLIAS. Il faut signaler qu'une telle hypothèse va à l'encontre des faits exposés par PFLUGFELDER, puisque selon cet auteur les modifications de la pigmentation (apparition de taches blanches) que l'on observe après l'ablation des *corpora cardiaca* ne sont pas dues à l'absence de ces organes, mais sont imputables à un trouble du fonctionnement des *corpora allata*, trouble provoqué par la rupture des connections de ces organes avec le cerveau ; une simple section nerveuse effectuée en avant ou en arrière des *corpora cardiaca*, de même que l'implantation de *corpora allata* surnuméraires, entraîne l'apparition de troubles identiques³.

E. — CONCLUSION.

Une brève revue vient d'être faite des différents rôles que pourraient jouer les *corpora cardiaca* dans la physiologie de l'Insecte. Dans certains cas on est en possession de données assez solides, dans d'autres cas la validité des hypothèses ou des données expérimentales est encore con-

1. VANUCCI, en 1953, a pu obtenir une accélération cardiaque de *Pontosclex* avec des extraits des *corpora cardiaca* des Insectes.

2. Si la substance des *corpora cardiaca* qui agit sur le rythme cardiaque est la même que celle qui agit sur les pigments, il y a une ressemblance assez frappante entre les Insectes et les Vertébrés puisque chez ces derniers l'adrénaline possède ces deux activités.

3. Les recherches de P. et L. JOLY sur le déterminisme de l'adaptation chromatique morphologique chez les Acridiens (1949, 1951, 1952, 1953, 1954) ont montré que ce phénomène est contrôlé par les *corpora allata* et non les *corpora cardiaca*.

jecturale. Si la substance chromactive des *corpora cardiaca* est en jeu dans l'un des phénomènes énumérés plus haut, il s'agit probablement du métabolisme de l'eau, ou peut-être du rythme cardiaque ou de genèses pigmentaires ; il est peu vraisemblable que la substance A soit identifiable au principe provenant des cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* qui contrôle la croissance des Insectes, car elle fait totalement défaut chez certaines espèces (voir, pp. 229-30).

IV. — Origine de la substance chromactive des *corpora cardiaca*.

Le concept de système neuro-endocrinien, auquel il a été fait brièvement allusion plus haut, développé pour la première fois par B. et E. SCHARRER en 1944, et dont la validité a été confirmée récemment par de nombreuses observations histologiques (voir pp. 165-6) incite à envisager la possibilité d'une origine cérébrale pour la substance chromactive des *corpora cardiaca*. Il apparaît en effet que les *corpora cardiaca* jouent le rôle d'organes de mise en réserve et de libération des produits de neuro-sécrétion cérébraux : les substances élaborées dans la *pars intercerebralis* du cerveau cheminent par la voie des *nervi corporis cardiaca* I le long des axones des neurones dont elles proviennent jusque dans les *corpora cardiaca* où elles s'accumulent dans la partie distale péri-aortique des terminaisons nerveuses ; leur libération s'effectue vraisemblablement à ce niveau dans la lumière du vaisseau dorsal.

Le problème qui se pose est donc le suivant : la substance chromactive A des *corpora cardiaca* provient-elle du cerveau ? Est-elle élaborée dans les éléments glandulaires propres de ces organes ? Il apparaît actuellement comme à peu près certain que les *corpora cardiaca* contiennent, outre les produits de sécrétion cérébraux, des produits de sécrétion qui sont élaborés dans leurs grandes cellules fondamentales ; chez les Phasmides, ces processus sécrétoires revêtent, semble-t-il, une importance particulière (voir pp. 166-8, recherches histologiques).

A. — LES CORPORA CARDIACA S'APPAUVRISSENT-ILS EN SUBSTANCE CHROMACTIVE APRÈS ABLATION DU CERVEAU ?

Des essais de mise en évidence d'une origine cérébrale de la substance chromactive des *corpora cardiaca* ont été faits en comparant l'activité de ces organes chez des animaux normaux et chez des animaux privés depuis un certain temps de leur cerveau. Dans le cas de la Blatte *Leu-*

cophaea maderae, B. SCHARRER a pu observer histologiquement, après une section des *nervi corporis cardiaci*, une diminution de volume des *corpora cardiaca* et la disparition des produits de sécrétion contenus dans ces organes ¹.

Les réactions observées en réponse à des injections d'extraits de *corpora cardiaca* d'animaux privés de leur cerveau depuis 5 à 10 jours, effectués sur des Insectes et sur des Crustacés n'ont pas permis la mise en évidence d'une diminution de l'activité de ces organes : les Crustacés ont réagi par une contraction maximale des pigments sombres de leurs chromatophores, les Insectes ont présenté des réactions dont la valeur moyenne a été de 3,9, non pas inférieure mais légèrement supérieure à la valeur moyenne normale de 3,6. Cette expérience ne permet donc pas de trancher en faveur de l'hypothèse d'une origine cérébrale de la substance chromactive des *corpora cardiaca*. On ne peut cependant en tirer la conclusion inverse d'une sécrétion de cette substance s'effectuant au niveau des *corpora cardiaca*, car on peut concevoir que ces organes soient capables de stocker pendant un temps assez long les substances accumulées ; que leurs connections nerveuses étant rompues, la libération peut être de ce fait inhibée. L'examen histologique des *corpora cardiaca* des animaux opérés depuis 10 jours n'a pas révélé une disparition des produits de sécrétion ².

B. — LA SUBSTANCE CHROMACTIVE DES CORPORA CARDIACA EXISTE-T-ELLE DANS LE CERVEAU ?

Nous avons vu précédemment que le meilleur test pour la détection de la substance chromactive A des *corpora cardiaca* est constitué par les chromatophores sombres du Crustacé *Leander serratus*. La recherche de la substance A dans le cerveau a donc été faite en utilisant ces effecteurs. On a vu plus haut que les extraits cérébraux totaux ne provoquent aucune réaction des chromatophores de *Leander*, mais l'action de la substance A pourrait être masquée par la présence d'une substance antagoniste ; les extraits testés ont donc été préparés d'une part à partir de portions isolées du cerveau : *pars intercerebralis*, cellules neuro-

1. Rappelons brièvement que l'hypothèse inverse d'une origine dans les *corpora cardiaca* des produits de sécrétion cérébraux, conforme à l'ancien schéma formulé par COLIN chez les Vertébrés, est aujourd'hui définitivement rejetée ; j'ai testé néanmoins l'activité du cerveau d'animaux privés depuis 10 jours de leurs *corpora cardiaca*, aucune diminution d'activité n'a pu être observée.

2. Il a été constaté récemment qu'au bout d'un à deux mois après une section des *nervi corporis cardiaci* les *corpora cardiaca* sont au contraire vidés de leurs produits de sécrétion ; l'activité pigmentaire de tels organes n'a malheureusement pu être encore testée.

sécrétrices des lobes protocérébraux ; d'autre part à partir des différentes portions du papier d'électrophorèse des extraits cérébraux (voir pp. 233-4). Dans l'un et l'autre cas les injections n'ont provoqué aucune réaction. La substance A n'existe donc pas dans le cerveau. On est obligé d'admettre que si elle provient de cet organe, elle est présente dans les corps cellulaires qui l'élaborent, sous une forme chimiquement différente de sa forme définitive. De tels faits sont connus chez les Crustacés dans le cas de l'organe X et de la glande du sinus ¹. On peut alors concevoir que les *corpora cardiaca* contiennent des enzymes qui transforment la substance cérébrale dès son arrivée à ces organes ².

Reprenons l'hypothèse de l'origine de la substance A des *corpora cardiaca*, à partir d'une substance différente élaborée dans le cerveau. Il est normal de penser que le précurseur cérébral serait dans ce cas la substance chromactive C, puisque par leur action commune sur différents effecteurs (pigments de l'Insecte, mélanophores de Crustacés) les substances A et C s'avèrent de nature assez proche. On a vu cependant au chapitre précédent que la substance C ne se trouve pas dans les éléments neuro-sécréteurs dont prennent naissance les *nervi corporis cardiaci* I et II (*pars intercerebralis* et cellules neuro-sécrétrices protocérébrales latérales), mais dans la partie tritocérébrale du cerveau. Comment peut-on alors concevoir la possibilité d'un transport vers les *corpora cardiaca*. Des recherches anatomiques ont permis de découvrir une telle possibilité.

C. — MISE EN ÉVIDENCE D'UNE TROISIÈME PAIRE DE NERVI CORPORIS CARDIACI, VOIE POSSIBLE DE CHEMINEMENT DE LA SUBSTANCE CHROMACTIVE TRITOCÉRÉBRALE VERS LES CORPORA CARDIACA.

C'est au cours de recherches anatomiques ayant pour objet l'étude de la destination des différents nerfs cérébraux et de l'innervation des *corpora cardiaca* qu'a été constatée l'existence d'une innervation tritocérébrale de ces organes. Ce fait tout à fait exceptionnel chez les Insectes a échappé aux différents auteurs (PFLUGFELDER, HANSTRÖM, CAZAL, BOISSON) qui ont étudié l'innervation des formations endocrines rétro-

1. Les substances chromactives de l'organe X proviennent de la glande du sinus. Elles se trouvent cependant au niveau de cet organe sous une forme différente et l'ébullition est nécessaire pour conférer une activité aux extraits de l'organe X.

2. J'ai essayé de provoquer une transformation de la substance cérébrale par des enzymes qui pourraient être éventuellement contenus dans les *corpora cardiaca*, en laissant macérer en contact des broyats de ces deux organes. Cette tentative effectuée à la température du laboratoire pendant quelques heures n'a pas été couronnée de succès (l'activité des extraits est demeurée inchangée).

cérébrales des Phasmides ; seul NYST, dans son travail de 1942, semble l'avoir remarqué. Cet auteur mentionne brièvement l'existence « d'un groupe de trois nerfs dont les points d'origine forment un triangle sous chaque lobe du cerveau. L'angle antérieur externe correspond au nerf annexe externe qui se rend aux annexes cardiaques après avoir donné une ramification œsophagienne. L'angle antérieur interne correspond au nerf annexe interne qui fusionne avec le nerf annexe externe au niveau des corps cardiaques. L'angle postérieur correspond au nerf annexe intermédiaire, plus fin, qui se greffe sur le nerf interne avant sa rencontre avec le nerf externe ». Le nerf annexe interne de NYST correspond évidemment aux *nervi corporis cardiaci* I, son nerf annexe intermédiaire aux *nervi corporis cardiaci* II, le nerf annexe externe correspond à la troisième paire de nerfs dont j'ai pu observer l'existence et que l'on pourrait désigner sous le nom de *nervi corporis cardiaci* III.

Étant donné l'importance particulière que revêt pour l'interprétation des faits étudiés ici l'existence d'une innervation tritocérébrale des *corpora cardiaca*, il semblait intéressant d'une part de la vérifier au moyen des techniques histologiques usuelles et au moyen de colorations vitales au bleu de méthylène selon ALEXANDROWICZ, d'autre part d'en préciser les détails.

L'utilisation de la technique au bleu de méthylène permet d'observer de façon incontestable la réalité d'une telle innervation : il est possible en effet de suivre sur des préparations permanentes de dissections céphaliques montées dans la résine de Dammar, un certain nombre de fibres se rendant de la partie tritocérébrale du cerveau jusque dans les *corpora cardiaca*.

Les *nervi corporis cardiaci* III émergent du tritocérébron immédiatement en arrière du collier péri-œsophagien ; leur trajet, entièrement extra-aortique, est approximativement parallèle à celui des *nervi corporis cardiaci* II ; ils atteignent l'aorte sensiblement au même point, immédiatement en arrière des muscles dilatateurs pharyngiens dorsaux postérieurs. Les *nervi corporis cardiaci* II passent en avant de ces muscles, les *nervi corporis cardiaci* III en arrière. Les *nervi corporis cardiaci* III donnent naissance à deux rameaux latéraux ¹ qui assurent respectivement l'innervation des muscles dilatateurs pharyngiens latéraux et postérieurs

1. Étant donné l'existence d'un rameau qui réunit les *nervi corporis cardiaci* III au ganglion frontal, il est difficile de savoir si les fibres qui assurent l'innervation de la musculature œsophagienne proviennent du ganglion frontal, ou bien du cerveau par l'intermédiaire des *nervi corporis cardiaci* III.

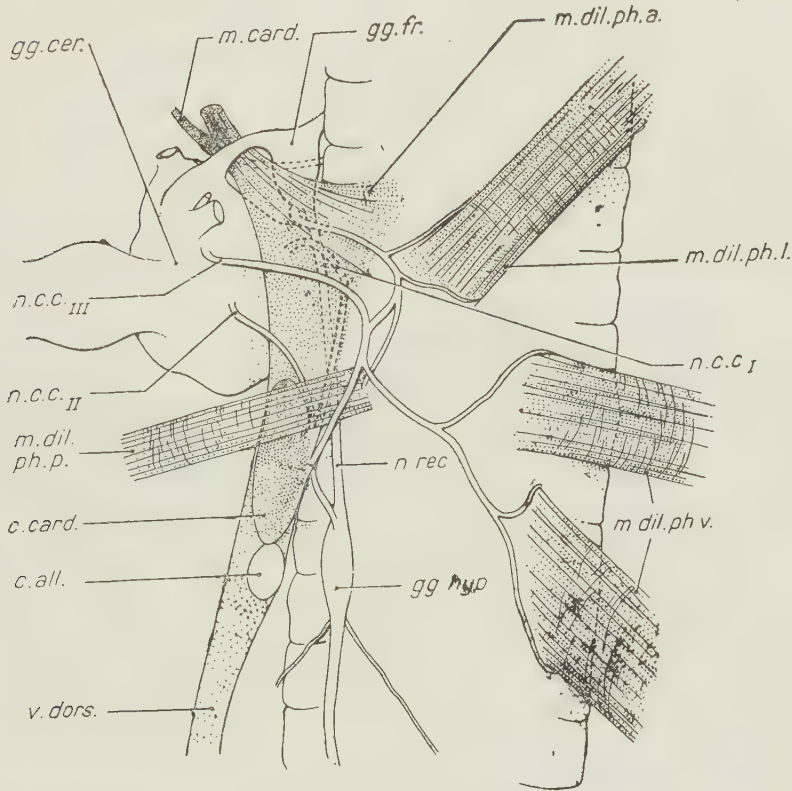


FIG. 27. — Innervation des *corpora cardiaca* (dissection ventro-latérale). On peut observer l'existence d'une innervation tritocérébrale des *corpora cardiaca*, l'innervation de la musculature pharyngienne et la présence d'un rameau nerveux qui traverse les muscles dilatateurs pharyngiens antérieurs et la paroi antéro-latérale de l'aorte et unit le ganglion frontal aux *nervi corporis cardiaci* III. *Carausius morosus*.

c. all. : corpora allata ; *c. card.* : corpora cardiaca ; *gg. cer.* : ganglions cérébroïdes ; *gg. fr.* : ganglion frontal ; *gg. hyp.* : ganglion hypocérébral ; *m. card.* : muscle cardiaque ; *m. dil. ph. a* ; *l.* ; *p.* ; *v.* : muscles dilatateurs pharyngiens antérieurs ; latéraux ; postérieurs ; ventraux ; *n. c. I* ; *II* ; *III* : *nervi corporis cardiaci* I ; II ; III ; *n. rec.* : nerf récurrent ; *v. dors.* : vaisseau dorsal.

dorsaux et des deux muscles dilatateurs pharyngiens ventraux, antérieurs et postérieurs. Fait intéressant, le premier de ces rameaux traverse les dilatateurs pharyngiens antérieurs et la paroi latérale antérieure de l'aorte qui leur est adjacente ¹ (voir la description de la partie antérieure

1. L'hypothèse de l'existence éventuelle d'organes neuro-hémaux de libération de la substance chromatique cérébrale a été formulée plus haut, en raison de l'interruption de l'adaptation chromatique qu'entraîne une section proximale du collier péri-œsophagien. Étant donné que cette intervention représente vraisemblablement une section simultanée des *nervi corporis cardiaci* III, il serait intéressant de rechercher si de tels organes ne se trouveraient pas précisément situés sur le trajet des *nervi corporis cardiaci* III, ou en connexion avec ceux-ci. L'existence d'un rameau nerveux issu des *nervi corporis cardiaci* III et contractant des relations étroites avec l'aorte est, à ce point de vue, particulièrement intéressante.

de l'aorte p. 82) et s'anastomose avec le nerf récurrent immédiatement en arrière du ganglion frontal.

Comme il a été indiqué plus haut, l'existence d'une troisième paire de nerfs cardiaques n'a jamais été observée chez les Insectes. Il faut signaler cependant que différents auteurs (JOLY, CAZAL, GABE) ont relaté la présence chez des espèces variées d'un nerf latéral issu des *corpora cardiaca* et dont la destination précise est inconnue ; fait particulièrement intéressant, ce nerf contiendrait chez *Tenebrio molitor* (GABE) des gouttelettes et des flaques de produits de neuro-sécrétion. D'autre part, PFLUGFELDER en 1936, observe que la paire unique de nerfs cardiaques des *Cicadidae* résulte de la fusion de trois racines dont l'une est d'origine tritocérébrale ; PESSON formule la même observation chez les Coccides. Des recherches ultérieures confirmeront peut-être, chez d'autres espèces, l'existence d'une innervation tritocérébrale des *corpora cardiaca*, mais le caractère primitif des Phasmides peut justifier, dans une certaine mesure, la présence de dispositifs anatomiques particuliers.

En ce qui concerne le problème de l'origine de la substance chromactive A des *corpora cardiaca*, il est évident que l'existence des *nervi corporis cardiaci* III permet de formuler l'hypothèse du cheminement de la substance chromactive tritocérébrale C le long des *nervi corporis cardiaci* III jusqu'aux *corpora cardiaca* où elle serait transformée en une substance assez proche, la substance chromactive A.

D. — CONCLUSION.

La substance chromactive des *corpora cardiaca* n'existe pas dans le cerveau et ne disparaît pas des *corpora cardiaca* 10 jours après l'ablation de celui-ci. Elle est peut-être élaborée dans les éléments sécréteurs propres de ces organes.

Son origine cérébrale ne doit cependant pas être exclue : en ce cas, il est plausible d'admettre que son élaboration s'effectue non dans la *pars intercerebralis* ou dans les cellules neuro-sécrétrices des parties latérales du protocérébron, mais plutôt dans le tritocérébron où son précurseur serait la substance chromactive tritocérébrale, dont la nature semble assez proche de celle de la substance chromactive des *corpora cardiaca* ; la mise en évidence d'une troisième paire de nerfs cardiaques reliant la partie tritocérébrale du cerveau aux *corpora cardiaca* permet d'admettre la possibilité d'un tel cheminement.

V. — Étude histologique et cytologique des *corpora cardiaca*.

A. — CONFIGURATION GÉNÉRALE.

La structure complexe et quelque peu énigmatique des *corpora cardiaca* des Insectes a été remarquée par de très nombreux auteurs parmi lesquels il faut citer le nom de B. DE LERMA qui, dès 1933, suspectait



FIG. 28. — Les *corpora cardiaca* chez une femelle adulte fraîchement mue. Technique topographique. Les produits de sécrétion sont présents en grande abondance dans les cellules fondamentales des *corpora cardiaca*, dans la zone dépourvue de noyaux et en bordure de la lumière aortique, *Carausius morosus*.
Détail d'une coupe tangentielle. Bouin, hématoxyline chromique.

la nature glandulaire de ces organes. Les différents auteurs qui ont décrit les *corpora cardiaca* des Phasmides ont fait la même constatation (DE SINÉTY, 1901 ; PFLUGFELDER, 1937 ; NYST, 1942 ; CAZAL, 1948 ; BOISSON, 1949). Les recherches récentes relatives aux phénomènes de neuro-sécrétion (B. SCHARRER et E. SCHARRER, 1944 ; E. SCHARRER, 1951, 1952, 1954 ; E. SCHARRER et B. SCHARRER, 1954) ont permis de résoudre partiellement l'énigme des *corpora cardiaca*, en montrant que ces organes

jouent essentiellement un rôle de mise en réserve et de décharge des produits de sécrétion élaborés dans le cerveau et parvenant jusqu'à eux par le trajet des *nervi corporis cardiaci*. Il semblait intéressant, à la lumière de ces conceptions nouvelles, de reprendre la description de la structure des *corpora cardiaca* des Phasmides, d'essayer d'en donner une interprétation, et de rechercher, également, en relation avec l'objet du présent travail, qu'elle était l'importance de l'activité glandulaire propre de ces organes.

Si l'on examine une coupe frontale, colorée par la technique à l'héματοxyline chromique de Gomori, effectuée dans la portion ventrale élargie des *corpora cardiaca*, chez une femelle adulte muée depuis 24 heures, on peut distinguer, en schématisant un peu, quatre zones présentant les caractéristiques suivantes : (fig. 28, microphoto. 1 et 3, pl. VI).

1° Une zone périphérique formée de cellules à contour net parfois piriforme, au noyau d'assez grande taille, et pourvues d'un cytoplasme chromophile contenant généralement quelques granules phloxinophiles rouge-rosé. Ces cellules sont disposées en lobules, ce sont les éléments sécréteurs fondamentaux des *corpora cardiaca*.

2° Contiguë à cette zone cellulaire s'étend une zone assez large constituée par des formations irrégulières aux contours assez nets, mais dépourvues de noyaux, dont la couleur est identique à celle du cytoplasme des cellules chromophiles et qui contiennent en grande abondance des granules semblables à ceux contenus dans les cellules périphériques, mais généralement de taille plus grande.

3° La troisième zone n'existe que dans la partie ventrale des *corpora cardiaca* ; elle est occupée par le large trajet des *nervi corporis cardiaci*. Ceux-ci envoient tout au long de leur parcours de nombreux rameaux qui s'orientent vers la paroi aortique et vers la paroi externe, se ramifiant finement entre les cellules fondamentales des *corpora cardiaca* et les éléments de la zone péri-aortique.

4° La quatrième zone qui borde la paroi interne de l'aorte est occupée essentiellement par de très larges flaques fortement colorées en rouge vif par la phloxine ; leur forme est irrégulière, allongée, elles sont orientées perpendiculairement à la lumière aortique et sous certaines incidences semblent présenter une solution de continuité avec les éléments dépourvus de noyaux de la zone 2 et les cellules propres des *corpora cardiaca*, dont elles se rapprochent, par ailleurs, par les affinités tinctoriales de leurs produits de sécrétion. Il semble que, dans le cas des Phasmides, l'inter-

prétation de PFLUGFELDER, reprise par CAZAL, selon laquelle les cellules des *corpora cardiaca* seraient des éléments pseudopodiques pourvus de longs prolongements ramifiés arrivant jusqu'au contact de l'aorte, semble pouvoir être soutenue ; elle a l'avantage de permettre de comprendre la signification de la zone à granules dépourvue de noyaux. Signalons que NYST et BOISSON établissent également une relation entre ces trois zones ; mais ils expliquent l'existence de la région dépourvue de noyaux par des processus de dégénérescence cellulaire comportant la disparition de ceux-ci et l'apparition de boules cytoplasmiques. Au contact des flaques phloxinophiles, on discerne des fibres nerveuses isolées ou de fins paquets de fibres aboutissant à la paroi aortique auxquelles sont souvent accolées des flaques colorées en bleu-noir par l'hématoxyline chromique (microphoto. 4, pl. VI), qui sont incontestablement des produits de neuro-sécrétion provenant du cerveau.

La présence de flaques rouges et bleues s'observe également, mais en quantité nettement moindre, du côté de la paroi externe des *corpora cardiaca*, entre les cellules et dans les espaces qui séparent les lobules.

Il faut signaler enfin la présence dans les *corpora cardiaca* de quelques grands éléments nerveux situés à la partie antéro-ventrale (microphoto. 2, pl. VI), et la présence d'un grand nombre de noyaux chromophiles de forme souvent triangulaire, répartis de façon irrégulière dans l'ensemble de l'organe, et particulièrement abondants au contact des troncs et des fins rameaux nerveux ; ils rappellent par leur disposition et leur structure les éléments gliaux des centres nerveux.

B. — PRODUITS DE SÉCRÉTION.

Les *corpora cardiaca* d'une femelle adulte fraîchement muée contiennent donc des produits de sécrétion abondants, répartis dans les cellules propres des *corpora cardiaca*, dans la zone dépourvue de noyaux et dans la zone des flaques ; la partie médiane purement nerveuse de l'organe en est presque totalement dépourvue. Il est curieux de constater que chez les Phasmides, à l'opposé de ce qu'ont observé récemment différents auteurs sur d'autres espèces, les produits colorables par l'hématoxyline chromique semblent moins abondants que les produits colorables par la phloxine. Du point de vue morphologique, on est frappé par les aspects différents que présentent les petites flaques qui se colorent par l'hématoxyline chromique et sont toujours au contact des fibres

nerveuses et les grandes flaques phloxinophiles dont l'orientation est toujours différente et dont les relations avec les fibres nerveuses sont peu nettes. On peut se demander si ces dernières ne représenteraient pas, plutôt que des produits de neuro-sécrétion d'origine cérébrale, le produit de sécrétion propre des *corpora cardiaca*, qui serait, chez ces espèces, particulièrement abondant.

C. — VARIATION DES ASPECTS OBSERVÉS EN FONCTION DU CYCLE
DE DÉVELOPPEMENT ET DES TECHNIQUES UTILISÉES.

La description ci-dessus a mis en évidence l'abondance des produits de sécrétion décelables après une fixation topographique dans les *corpora cardiaca* d'un imago fraîchement mué. Les aspects présentés par les *corpora cardiaca* chez un imago âgé de plusieurs jours et surtout chez l'animal en ponte sont totalement différents (fig. 29, microphoto. 2, 3, 4, pl. VI). Les zones et les différents éléments cellulaires précédemment définis sont toujours présents, mais les grains de sécrétion et les flaques phloxinophiles ont totalement disparu ; seules subsistent quelques rares flaques colorables par l'hématoxyline chromique (microphoto. 4, pl. VI). L'organe, dans son ensemble, présente un aspect spongieux, lacunaire et semble totalement vidé des produits de sécrétion qu'il contenait précédemment. De telles images s'observent constamment chez les adultes en ponte, quel que soit leur âge ou leur état physiologique, et ceci dans les espèces où la neuro-sécrétion est peu abondante comme dans celle où elle est extrêmement intense (*Clitumnus*). Ce fait assez surprenant incitait à appliquer comparativement au même matériel d'autres fixations (Helly, Champy, Regaud) et d'autres colorations (fuschine d'Altman, hématoxyline ferrique). L'aspect des *corpora cardiaca* des imagos en ponte est totalement différent après l'emploi de ces techniques (microphoto. 5, pl. VI), et l'on peut constater l'existence d'abondants produits de sécrétion semblables à ceux observés précédemment chez les imagos fraîchement mués après une fixation topographique. Il apparaît donc que les *corpora cardiaca* possèdent, même chez les adultes en ponte, une activité sécrétoire importante. Notons le fait curieux du changement complet de comportement des produits de sécrétion vis-à-vis des fixateurs, car il indique probablement une modification de nature chimique de ceux-ci au cours du cycle de développement de l'animal. Les transformations que subissent les produits de sécrétion pourraient consister

soit en une modification de solubilité, soit en la disparition chez l'imago âgé d'un groupement colorable qui serait seul libéré, le substrat restant in situ.



FIG. 29. — Les *corpora cardiaca* chez une femelle en ponte. Technique topographique. Aspect lacunaire ; les produits de sécrétion semblent avoir complètement disparu. *Carausius morosus*. Bouin, hématoxyline chromique.

L'interprétation physiologique en ce qui concerne le moment où se situe l'étape de libération des produits contenus dans les *corpora cardiaca* est évidemment différente dans les deux hypothèses présentées ci-dessus : si les variations d'aspect des images histologiques sont dues à des modifications de solubilité des produits de sécrétion, on peut penser que les étapes physiologiques où le produit présente la plus grande solubilité (imago en ponte) correspondent aux périodes de libération ; en ce cas, l'accumulation qui s'observe aussitôt après la mue représente une phase préliminaire de prise en charge, laquelle est bientôt suivie d'une phase beaucoup

plus longue de décharge des produits devenus beaucoup plus solubles, phase qui se prolonge pendant toute la vie imaginaire. Si au contraire les modifications d'aspect sont dues à la disparition chez l'adulte d'un groupement colorable lié à une activité hormonale, la phase de libération des produits de sécrétion doit être située aux premières heures qui suivent la mue.

VI. — Conclusion.

La substance chromactive des *corpora cardiaca* est probablement assez proche de la substance cérébrale mais non identique à celle-ci.

On ne peut dire à l'heure actuelle si elle est élaborée dans les éléments sécréteurs fondamentaux des *corpora cardiaca* ou si, dérivant de la substance chromactive tritocérébrale et provenant du cerveau par une voie nerveuse, elle est simplement stockée dans les *corpora cardiaca* où elle subit certaines transformations chimiques. La mise en évidence de l'existence d'une troisième paire de *nervi corporis cardiaci* reliant le tritocérébron aux *corpora cardiaca* rend plausible cette dernière hypothèse.

En ce qui concerne le rôle physiologique de la substance chromactive des *corpora cardiaca*, les données expérimentales ne permettent pas actuellement de choisir avec certitude entre les deux schémas explicatifs suivants : 1^o La substance chromactive des *corpora cardiaca* n'intervient pas de façon spécifique dans la régulation du changement de couleur physiologique de l'Insecte et n'influence ce phénomène qu'accidentellement ou à titre accessoire, en raison de sa parenté chimique avec la substance cérébrale ; son rôle pourrait être alors de régir d'autres phénomènes comme le métabolisme de l'eau, le rythme cardiaque ou peut-être le changement de couleur morphologique ; 2^o La substance chromactive des *corpora cardiaca* intervient dans l'adaptation chromatique physiologique ; il est plausible d'admettre dans ce cas que son rôle consiste à permettre aux animaux de suppléer au caractère rudimentaire de leurs effecteurs chromatiques, par le jeu de substances différentes, dont l'une, la substance des *corpora cardiaca* induit l'apparition d'une livrée intermédiaire, alors que l'autre, la substance cérébrale, provoque l'apparition de la livrée nocturne.

CHAPITRE VIII.

MODALITÉS DE LIBÉRATION DE LA SUBSTANCE CHROMACTIVE
CÉRÉBRALE — RÔLE DES DIFFÉRENTS ÉLÉMENTS DU SYSTÈME
NERVEUX CENTRALI. — Modalités de libération de la substance chromactive cérébrale.
Rôle du ganglion sous-œsophagien.

Les expériences d'ablation du cerveau et les expériences d'injections d'extraits de cet organe ont montré que l'élaboration de la substance chromactive s'effectue dans le cerveau ; il reste à savoir si c'est également à partir du cerveau que s'effectue la diffusion dans le sang de cette substance, ou s'il existe chez les Insectes des organes distincts du cerveau spécialisés dans la libération de l'hormone pigmentaire cérébrale, comme semblerait l'indiquer la suppression de l'adaptation chromatique qu'entraîne une section, à l'émergence du cerveau, du collier péri-œsophagien et des nerfs associés.

Comme il a été signalé plus haut, la section proximale du collier péri-œsophagien s'accompagne nécessairement d'une section de la commissure tritocérébrale, et probablement d'une section des *nervi corporis cardiaci* III. Il convient donc d'entreprendre des expériences pour rechercher à laquelle de ces interventions sont dues les répercussions observées.

La découverte récente des organes post-commissuraux des Crustacés (KNOWLES), formations neuro-hémales de prise en charge et de libération des substances chromactives, associées à la commissure tritocérébrale, incite à envisager la possibilité d'un rôle analogue exercé par celle-ci chez les Insectes.

Les *nervi corporis cardiaci* III peuvent être également suspectés d'intervenir dans la libération des substances chromactives cérébrales en raison des relations étroites qu'ils contractent avec la paroi aortique et du fait, que reliant le tritocérébron aux *corpora cardiaca*, ils servent peut-être au transport de la substance chromactive cérébrale vers les *corpora cardiaca*.

Enfin il reste à rechercher la présence de tels organes dans la région

céphalique médiane antérieure où selon ATZLER devrait se trouver un centre glandulaire régulateur du changement de couleur morphologique et physiologique.

A. — FORMATION GLANDULAIRE HYPOTHÉTIQUE D'ATZLER.

On a vu précédemment qu'ATZLER, observant après ablation des tissus situés dorsalement au ganglion frontal et à la voûte aortique, un ralentissement de l'adaptation chromatique morphologique, déduisait qu'il devait exister dans cette région céphalique une formation glandulaire régissant le changement de couleur morphologique et par extension le changement de couleur physiologique.

L'ablation des tissus situés en avant et dorsalement par rapport au ganglion frontal a été pratiquée pour vérifier cette hypothèse. L'opération a été effectuée selon deux modalités différentes. D'une part, en respectant la partie antérieure de l'aorte, le ganglion frontal et ses connexions avec le cerveau et en n'enlevant que les tissus situés en avant et dorsalement à ceux-ci. D'autre part, en pratiquant une ablation de tissus beaucoup plus large, en enlevant simultanément le ganglion frontal et en sectionnant les nerfs antennaires. La première intervention a porté sur 5 animaux, la seconde sur 6 animaux. Dans l'un comme dans l'autre cas l'adaptation crépusculaire a persisté chez les animaux opérés (tableaux 22 et 22') ; il ne semble donc pas exister dans cette portion céphalique de formation glandulaire ou neuro-hémale intervenant dans le changement de couleur physiologique. Signalons de plus que les extraits de cette région se sont montrés inactifs et que des recherches histologiques minutieuses ont également été infructueuses.

B. — COMMISSURE TRITOCÉRÉBRALE.

1. — Ablation élective.

TECHNIQUE OPÉRATOIRE. — C'est une opération extrêmement délicate car la commissure tritocérébrale est située profondément dans la tête au niveau de l'insertion des différentes pièces buccales.

A son émergence du cerveau, la commissure tritocérébrale reste accolée au collier péri-œsophagien pendant un court trajet dorso-ventral, puis elle se sépare de celui-ci et forme une sorte de pont transversal adjacent à la paroi ventrale du pharynx et situé approximative-

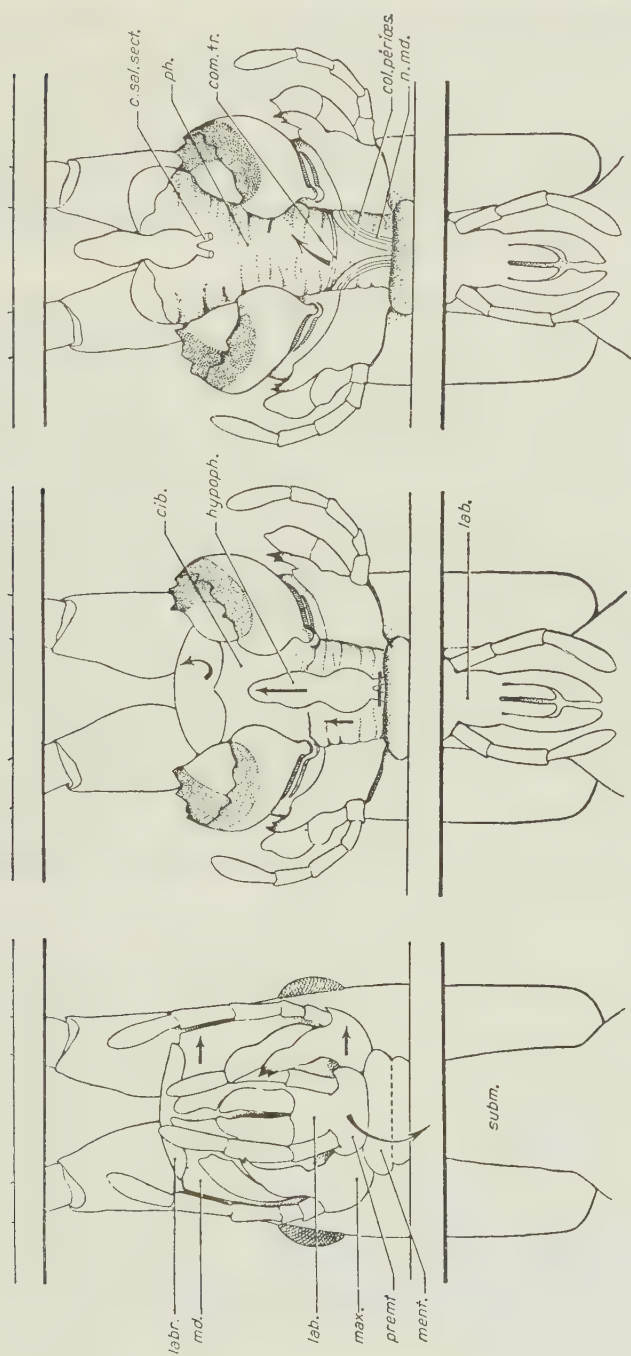


FIG. 30. — Ablation de la commissure tritocérébrale. Technique opératoire.

cib. : cibarium ; *col. périries* : collier péri-œsophagien ; *com. tr.* : commissure tritocérébrale ; *c. sal. sect.* : canaux salivaires sectionnés ; *hypoph.* : hypopharynx ; *lab.* : labium ; *labr.* : labre ; *max.* : maxille ; *md.* : mandibule ; *ment.* : mentum ; *n. md.* : nerf mandibulaire ; *ph.* : pharynx ; *premt.* : prémentum ; *subm.* : submentum.

coloration (tableau 24), il ne semble donc pas qu'ils exercent un rôle primordial dans les phénomènes d'adaptation chromatique.

D. — COLLIER PÉRI-ŒSOPHAGIEN.

Les différentes expériences qui viennent d'être résumées ont conduit à écarter l'hypothèse d'une intervention des *nervi corporis cardiaci* III, de la commissure tritocérébrale, et du tissu hypothétique d'ATZLER dans la libération de la substance chromactive cérébrale. Il ne reste donc pour expliquer les résultats obtenus à la suite d'une section proximale du collier péri-œsophagien qu'à envisager le rôle exercé par ce dernier et à rechercher notamment s'il est nécessaire dans sa totalité ou seulement dans sa partie antérieure pour le maintien de l'adaptation chromatique ; ceci conduit à réaliser sa section distale.

Section distale du collier péri-œsophagien.

TECHNIQUE OPÉRATOIRE. — On peut atteindre le collier péri-œsophagien en partant de la face ventrale, et le sectionner juste avant sa pénétration dans le ganglion sous-œsophagien. Il se trouve à ce niveau dans un plan relativement superficiel, mais il est totalement masqué par les troncs trachéens D qui s'accolent précisément en ce point, et par les canaux salivaires.

L'opération a été effectuée généralement en accédant par un volet découpé dans le submentum ; mais ensuite il a paru préférable de détacher latéralement et antérieurement le labre et l'hypopharynx et de les rabattre vers l'arrière, ce qui permet de respecter les troncs trachéens D et les canaux salivaires qui se trouvent souvent lésés lorsque les interventions sont faites selon la première méthode.

La section élective du collier péri-œsophagien est difficile car les nerfs hypopharyngiens et maxillaires en sont très proches et les nerfs mandibulaires lui sont adjacents. Elle a pu être réalisée dans quelques cas ; dans d'autres cas la section des nerfs mandibulaires ou même la section des nerfs mandibulaires, maxillaires et hypopharyngiens a été effectuée simultanément ce qui permet d'opérer plus vite et sans les tiraillements que nécessite la section élective du collier.

RÉSULTATS DES INTERVENTIONS. — Les expériences effectuées selon les différentes modalités décrites précédemment : section du collier et des

nerfs mandibulaires, maxillaires et hypopharyngiens (tableau 25), section du collier et des nerfs mandibulaires (tableau 26), section élective du collier (tableau 27) ont provoqué de façon absolument homogène chez les 26 animaux opérés une disparition complète de l'adaptation chromatique crépusculaire. Les expériences témoins de section des canaux salivaires et des troncs trachéens (tableau 28), et même d'ablation de l'ensemble des pièces buccales (tableau 29), ce qui constitue un traumatisme considérable, se sont montrées sans effet. La section distale du collier péri-œsophagien entraîne les mêmes répercussions qu'une section proximale. Le rôle du collier péri-œsophagien dans l'adaptation chromatique se trouve donc confirmé, mais il apparaît de plus, fait assez surprenant, que son intégrité jusqu'au contact du ganglion sous-œsophagien est nécessaire, pour le maintien des variations chromatiques, ce qui s'explique mal si la libération des substances chromactives du cerveau se fait à son niveau. On est conduit à se demander si le ganglion sous-œsophagien lui-même, ou quelque formation qui en dépend, ne serait pas en jeu.

Une étude histologique de cette portion céphalique et des dissections minutieuses ont été entreprises pour rechercher l'existence éventuelle d'une telle formation. Elles ont permis de découvrir un petit organe, le ganglion mandibulaire, qui n'avait jamais été signalé chez les *Phasmides* et qui sera brièvement décrit ici, bien qu'il n'intervienne pas dans l'adaptation chromatique.

E. — GANGLION MANDIBULAIRE.

Le ganglion mandibulaire est un tout petit organe de section triangulaire, de 100 μ environ chez l'adulte, situé ventralement, immédiatement en arrière de la mandibule, latéralement par rapport aux bras tentoriaux antérieurs. Sa présence a pu être décelée sur des préparations histologiques grâce auxquelles ses connections avec le nerf mandibulaire ont pu être reconstituées ; des dissections ont été ensuite effectuées, qui ont permis de retrouver l'organe et de vérifier son innervation.

À son émergence du ganglion sous-œsophagien, le nerf mandibulaire longe le collier péri-œsophagien jusqu'en avant du pont tentorial, puis il s'en écarte latéralement et après un court trajet se divise en trois branches : la branche antérieure se rend à la mandibule, la branche postérieure aux masses musculaires mandibulaires situées dans la partie postérieure de la tête, le rameau intermédiaire se renfle rapidement en un petit ganglion nerveux, le ganglion mandibulaire, d'où partent

coloration (tableau 24), il ne semble donc pas qu'ils exercent un rôle primordial dans les phénomènes d'adaptation chromatique.

D. — COLLIER PÉRI-ŒSOPHAGIEN.

Les différentes expériences qui viennent d'être résumées ont conduit à écarter l'hypothèse d'une intervention des *nervi corporis cardiaci* III, de la commissure tritocérébrale, et du tissu hypothétique d'ATZLER dans la libération de la substance chromactive cérébrale. Il ne reste donc pour expliquer les résultats obtenus à la suite d'une section proximale du collier péri-œsophagien qu'à envisager le rôle exercé par ce dernier et à rechercher notamment s'il est nécessaire dans sa totalité ou seulement dans sa partie antérieure pour le maintien de l'adaptation chromatique ; ceci conduit à réaliser sa section distale.

Section distale du collier péri-œsophagien.

TECHNIQUE OPÉRATOIRE. — On peut atteindre le collier péri-œsophagien en partant de la face ventrale, et le sectionner juste avant sa pénétration dans le ganglion sous-œsophagien. Il se trouve à ce niveau dans un plan relativement superficiel, mais il est totalement masqué par les troncs trachéens D qui s'accolent précisément en ce point, et par les canaux salivaires.

L'opération a été effectuée généralement en accédant par un volet découpé dans le submentum ; mais ensuite il a paru préférable de détacher latéralement et antérieurement le labre et l'hypopharynx et de les rabattre vers l'arrière, ce qui permet de respecter les troncs trachéens D et les canaux salivaires qui se trouvent souvent lésés lorsque les interventions sont faites selon la première méthode.

La section élective du collier péri-œsophagien est difficile car les nerfs hypopharyngiens et maxillaires en sont très proches et les nerfs mandibulaires lui sont adjacents. Elle a pu être réalisée dans quelques cas ; dans d'autres cas la section des nerfs mandibulaires ou même la section des nerfs mandibulaires, maxillaires et hypopharyngiens a été effectuée simultanément ce qui permet d'opérer plus vite et sans les tiraillements que nécessite la section élective du collier.

RÉSULTATS DES INTERVENTIONS. — Les expériences effectuées selon les différentes modalités décrites précédemment : section du collier et des

nerfs mandibulaires, maxillaires et hypopharyngiens (tableau 25), section du collier et des nerfs mandibulaires (tableau 26), section élective du collier (tableau 27) ont provoqué de façon absolument homogène chez les 26 animaux opérés une disparition complète de l'adaptation chromatique crépusculaire. Les expériences témoins de section des canaux salivaires et des troncs trachéens (tableau 28), et même d'ablation de l'ensemble des pièces buccales (tableau 29), ce qui constitue un traumatisme considérable, se sont montrées sans effet. La section distale du collier péri-œsophagien entraîne les mêmes répercussions qu'une section proximale. Le rôle du collier péri-œsophagien dans l'adaptation chromatique se trouve donc confirmé, mais il apparaît de plus, fait assez surprenant, que son intégrité jusqu'au contact du ganglion sous-œsophagien est nécessaire, pour le maintien des variations chromatiques, ce qui s'explique mal si la libération des substances chromactives du cerveau se fait à son niveau. On est conduit à se demander si le ganglion sous-œsophagien lui-même, ou quelque formation qui en dépend, ne serait pas en jeu.

Une étude histologique de cette portion céphalique et des dissections minutieuses ont été entreprises pour rechercher l'existence éventuelle d'une telle formation. Elles ont permis de découvrir un petit organe, le ganglion mandibulaire, qui n'avait jamais été signalé chez les Phasmides et qui sera brièvement décrit ici, bien qu'il n'intervienne pas dans l'adaptation chromatique.

E. — GANGLION MANDIBULAIRE.

Le ganglion mandibulaire est un tout petit organe de section triangulaire, de 100 μ environ chez l'adulte, situé ventralement, immédiatement en arrière de la mandibule, latéralement par rapport aux bras tentoriaux antérieurs. Sa présence a pu être décelée sur des préparations histologiques grâce auxquelles ses connections avec le nerf mandibulaire ont pu être reconstituées ; des dissections ont été ensuite effectuées, qui ont permis de retrouver l'organe et de vérifier son innervation.

A son émergence du ganglion sous-œsophagien, le nerf mandibulaire longe le collier péri-œsophagien jusqu'en avant du pont tentorial, puis il s'en écarte latéralement et après un court trajet se divise en trois branches : la branche antérieure se rend à la mandibule, la branche postérieure aux masses musculaires mandibulaires situées dans la partie postérieure de la tête, le rameau intermédiaire se renfle rapidement en un petit ganglion nerveux, le ganglion mandibulaire, d'où partent

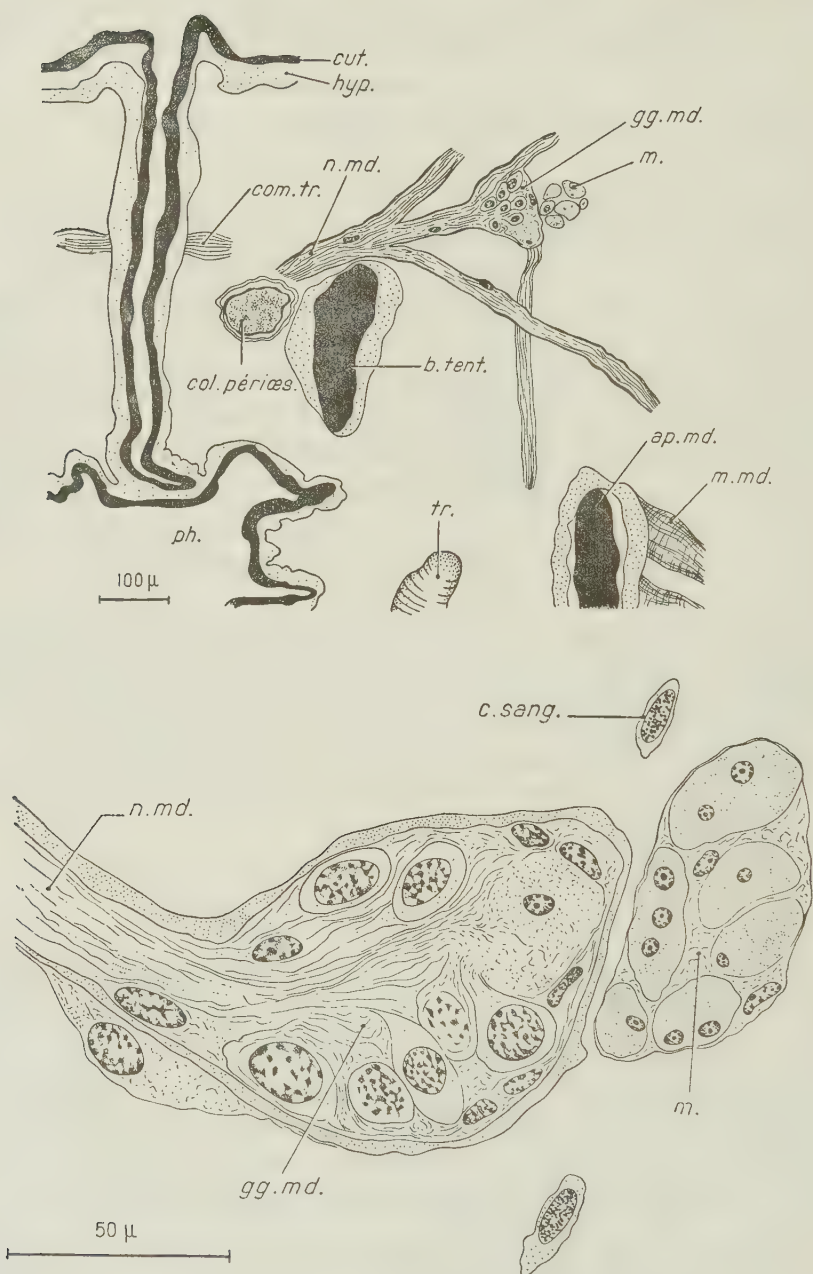


FIG. 31 et 32. — Le ganglion mandibulaire. Coupe tangentielle. Vue d'ensemble et détail.

ap. md. : apodème mandibulaire ; *b. tent.* : bras tentorial ; *col. périoes.* : collier péri-œsophagien ; *com. tr.* : commissure tritocérébrale ; *cut.* : cuticule ; *c. sang.* : cellule sanguine ; *gg. md.* : ganglion mandibulaire ; *hyp.* : hypopharynx ; *m.* : muscle ; *m. md.* : muscles mandibulaires ; *n. md.* : nerf mandibulaire ; *ph.* : pharynx ; *tr.* : trachée.

deux fins faisceaux nerveux, l'un antérieur vers la mandibule, l'autre postérieur vers les masses musculaires mandibulaires céphaliques.

Le ganglion mandibulaire se compose d'une dizaine environ de grands neurones entourant une zone centrale fibrillaire. Il ne semble pas représenter un organe neuro-sécréteur, mais plutôt un petit ganglion nerveux ; il rappelle par sa structure le ganglion décrit par JOLY sur le trajet du nerf maxillaire du Dytique et que cet auteur désignait sous le nom de corps jugal¹ (le corps jugal du Dytique est cependant un ganglion maxillaire ; il se trouve en connection avec les *corpora cardiaca* ce qui n'est pas le cas du ganglion mandibulaire des Phasmes). D'autres formations telles que le ganglion d'Hoffmann et le ganglion mandibulaire des Collembolles décrit par DENIS semblent être comparables au ganglion mandibulaire des Phasmes. Chez les Hétéroptères, CAZAL constate également la présence de ganglions mandibulaires qui recevraient, comme chez le Dytique, des rameaux nerveux issus des *corpora cardiaca*.

Bien que le ganglion mandibulaire ne semble pas par sa structure histologique présenter les caractéristiques d'un organe neuro-sécréteur, quelques expériences d'ablation élective des nerfs mandibulaires ont été effectuées (la voie d'accès a été la même que dans la seconde technique de section distale du collier péri-œsophagien). Les 4 animaux opérés (tableau 30) ont continué à présenter des variations chromatiques normales.

F. — GANGLION SOUS-ŒSOPHAGIEN.

Une section du collier péri-œsophagien au contact immédiat du ganglion sous-œsophagien suffisant à suspendre la variation chromatique, il faut envisager maintenant si le ganglion sous-œsophagien ne participe pas lui-même à cette fonction.

1. — Ablation du ganglion sous-œsophagien

Ablation élective de la moitié postérieure du ganglion sous-œsophagien.

TECHNIQUE OPÉRATOIRE. — L'ouverture des téguments se fait comme précédemment dans la première technique de section du collier péri-œsophagien. On peut éviter plus facilement ici la lésion des canaux salivaire et des troncs trachéens D qui se trouvent dans le plan médian mais sont indépendants l'un de l'autre jusqu'à la partie antérieure du ganglion sous-œsophagien. Il est possible, en les écartant légèrement,

1. Une telle appellation prête à confusion, car on a décrit sous ce nom des formations diverses qui, dans le cas des Thysanoures tout au moins, doivent, comme le pensait CHAUDONNERET et comme l'a confirmé récemment GABE, être interprétées comme des *corpora allata*.

de sectionner les connectifs prothoraciques en arrière du ganglion sous-œsophagien, puis, en exerçant sur ces derniers une légère traction antéro-postérieure, de dégager la partie antérieure du ganglion sous-œsophagien et de le libérer de ses nombreuses connections nerveuses.

RÉSULTATS DE L'INTERVENTION. — Une ablation complète du ganglion sous-œsophagien a été réalisée sur 17 animaux. De plus 4 animaux ont subi l'ablation de la moitié postérieure seule du ganglion sous-œsophagien (tableaux 31 et 32).

Dans le premier cas, mais également dans le second, le changement de couleur crépusculaire a été complètement suspendu bien que le cerveau et le collier péri-œsophagien, notamment dans la seconde intervention, soient demeurés absolument intacts. Ce résultat est d'une importance particulière ; il indique que le ganglion sous-œsophagien et le cerveau forment, du point de vue de l'adaptation chromatique, un complexe indissociable. Une rupture de leurs connections, à quelque niveau que ce soit, suffit pour inhiber totalement la sécrétion de la substance chromactive. Deux types d'interprétations différentes peuvent être avancés pour expliquer ce fait : on peut concevoir qu'il s'agit seulement d'une interdépendance nerveuse et que la sécrétion cérébrale ne peut se produire, ou être déclenchée par les variations d'éclairement, que si les influx nerveux provenant du ganglion sous-œsophagien maintiennent le cerveau dans un état d'excitabilité ou de réceptivité tonique particulière¹ ; mais il semble plus logique d'admettre qu'il s'agit là de relations neuro-sécrétoires, et que la libération de la substance chromactive cérébrale s'effectue à partir du ganglion sous-œsophagien lui-même.

COMPORTEMENT. — Du point de vue du comportement, l'ablation du ganglion sous-œsophagien a un effet diamétralement opposé à celui qu'entraîne soit l'ablation du cerveau, soit la section du collier péri-œsophagien. Les animaux demeurent totalement inertes et comme paralysés ; on peut, en les touchant, provoquer des mouvements des pattes, que les animaux abandonnent d'ailleurs facilement, mais la marche est définitivement supprimée. L'alimentation est également

1. Il s'agirait dans ce cas d'un phénomène de même nature que le phénomène de « kinesis » dont on connaît l'existence chez différents Insectes. Les sensations perçues par les ocelles, les antennes, les haltères des Diptères ont généralement un effet kinétique, c'est-à-dire qu'elles accroissent les réactions motrices provoquées chez l'Insecte par d'autres excitants. L'humidité a également un effet kinétique, ce qui est intéressant pour le problème du changement de couleur puisque d'une part ses variations sont vraisemblablement perçues par le ganglion sous-œsophagien et la chaîne nerveuse ventrale et que, de plus, elles provoquent des changements de coloration.

suspendue. La ponte par contre continue à se produire. La vie peut se prolonger jusqu'au 5^e jour et au-delà. Il est possible que le mécanisme respiratoire soit troublé, car quelques jours après l'intervention le corps des animaux devient complètement plat, ce qui s'observe parfois après d'autres interventions, mais jamais de façon aussi prononcée. Cet aplatissement des animaux ne semble pas provenir d'une absence d'alimentation.

2. — *Excitations électriques.*

Pour tenter de provoquer une sécrétion cérébrale, des excitations électriques ont été exercées au moyen d'une bobine d'induction (voir technique, p. 95) sur le cerveau et parfois sur le collier péri-œsophagien des animaux privés du ganglion sous-œsophagien. Elles sont demeurées pratiquement sans effet, bien que la réactivité des effecteurs ne puisse être mise en cause puisque l'injection d'un extrait cérébral provoque une réaction maximale de ces animaux. La moyenne des réponses obtenues sur 22 animaux a été de 1,7 (tableau 33). L'excitation électrique du cerveau provoque cependant chez des animaux normaux, (et également chez des animaux privés des perceptions visuelles par section des

Tableau XIV. — RÉACTIONS CHROMATIQUES PROVOQUÉES CHEZ DES ANIMAUX NORMAUX ET OPÉRÉS PAR DES EXCITATIONS ÉLECTRIQUES APPLIQUÉES EN DIFFÉRENTS POINTS.

État des animaux excités	Point d'application de l'excitation	Nombre d'animaux excités	Réaction chromatique moyenne
Normaux	Cerveau	17	4,8
	Ganglion sous-œsophagien	5	5
Lobes optiques sectionnés	Cerveau	8	4
Privés du ganglion sous-œsophagien	Cerveau	22	1,7
	Collier péri-œsophagien	4	1,9
Privés du cerveau	A l'emplacement du cerveau absent	13	2,4
	Collier péri-œsophagien	4	2,1
	Ganglion sous-œsophagien	4	2

lobes optiques), une apparition rapide de la réaction crépusculaire. La réaction chromatique moyenne est de 4,8 chez les animaux normaux (de 4 chez les animaux privés des excitations lumineuses), (tableau 33).

L'excitation électrique du ganglion sous-œsophagien provoque également, chez les animaux normaux, l'apparition de la livrée crépusculaire (réaction moyenne : 5). Chez les animaux privés de cerveau, des excitations portées sur le ganglion sous-œsophagien, le collier péri-œsophagien, ou à l'emplacement du cerveau absent sont généralement inefficaces, (réaction moyenne : 2,3). Dans certains cas cependant, notamment lorsque l'excitation est effectuée peu de temps après l'intervention opératoire, des réactions assez fortes peuvent être obtenues. De telles observations pourraient, si elles reçoivent une confirmation ultérieure, fournir une indication en faveur de l'hypothèse d'une libération de la substance cérébrale au niveau de ganglion sous-œsophagien.

3. — *Injectons d'extraits.*

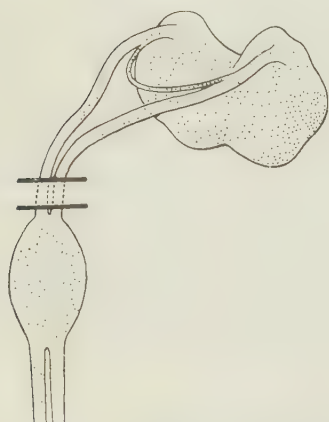
Des expériences d'injections d'extraits effectuées à partir du collier péri-œsophagien et du ganglion sous-œsophagien fournissent des indications solides en faveur de l'interprétation de relations neuro-sécrétoires existant entre le cerveau et le ganglion sous-œsophagien. En effet, les extraits du ganglion sous-œsophagien possèdent une activité considérable vis-à-vis des pigments de l'Insecte : la moyenne des réponses obtenues sur 25 animaux à la suite de l'injection d'une dose équivalente à 1/2 ganglion est de 4,8. Le collier péri-œsophagien possède également une certaine activité mais elle semble nettement moindre (réaction moyenne de 3,9 sur 7 animaux ayant reçu une dose égale à 1/2).

Les substances présentes dans le cerveau et dans le ganglion sous-œsophagien semblent être identiques. On ne peut invoquer l'existence de deux substances différentes provenant l'une du cerveau, l'autre du ganglion sous-œsophagien et dont l'action simultanée serait nécessaire à la réalisation de l'adaptation chromatique car les animaux privés du ganglion sous-œsophagien réagissent par un assombrissement maximum aussi bien à l'injection d'un extrait cérébral qu'à celle d'un extrait du ganglion sous-œsophagien ; par ailleurs, les animaux privés de cerveau, réagissent également de la même manière à ces deux extraits.



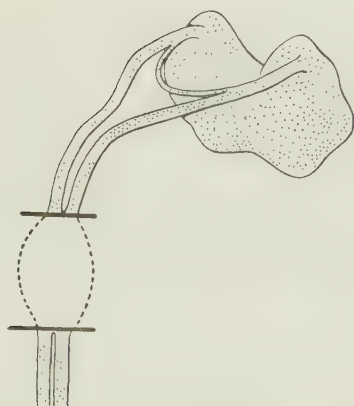
→ **Adaptation crépusculaire persistante.**

ABLATION DE LA COMMISSURE TRITOCÉRÉBRALE.



→ **Adaptation crépusculaire supprimée.**

SECTION DISTALE DU COLLIER PÉRI-ŒSOPHAGIEN.



→ **Adaptation crépusculaire supprimée.**

ABLATION DU GANGLION SOUS-ŒSOPHAGIEN.

FIG. 33. — Recherches expérimentales ultérieures. Schémas des différentes interventions opératoires.

G. — CONCLUSION.

La participation de différentes voies nerveuses dans le processus de libération de la substance chromactive cérébrale a été envisagée. Il ne semble pas que la présence des *nervi corporis cardiaci* III soit nécessaire pour que celle-ci puisse se réaliser. La commissure tritocérébrale n'assume pas chez les Insectes un rôle homologue à celui qu'elle exerce chez les Crustacés. L'intégrité complète du collier péri-œsophagien est indispensable par contre à la réalisation de la variation crépusculaire ; il est probable qu'il sert au cheminement de la substance chromactive cérébrale jusqu'au ganglion sous-œsophagien où s'effectue la décharge dans le sang, car ses extraits possèdent une certaine activité. Le ganglion sous-œsophagien est extrêmement riche en substance chromactive, sa présence complète est nécessaire au déroulement de l'adaptation chromatique. La participation du système nerveux central dans l'adaptation chromatique ne se limite donc pas au cerveau. Ces nouveaux résultats incitent à reprendre l'étude du rôle du système nerveux central dans son ensemble, comme le suggéraient déjà certaines réactions observées dans les premières expériences, troubles des réactions chromatiques de la partie postérieure du corps consécutifs à des sections des connectifs de la chaîne nerveuse ventrale.

II. — Rôle de la chaîne nerveuse ventrale.

Les résultats des premières expériences de section du collier péri-œsophagien et des connectifs de la chaîne nerveuse ventrale avaient attiré l'attention sur la possibilité d'une participation de l'ensemble du système nerveux central à la régulation de l'adaptation chromatique. Nous venons de voir que la participation du ganglion sous-œsophagien est effectivement fort importante puisque cet organe est riche en substance chromactive et que sa présence est indispensable au maintien du changement de couleur crépusculaire. Il reste à envisager maintenant le rôle exercé par la chaîne nerveuse ventrale.

A. — ABLATION DE GANGLIONS ET DE CONNECTIFS.

Les premières expériences de section de la chaîne nerveuse ventrale ont montré que la réaction crépusculaire persiste après ces interventions,

mais que des troubles apparaissent fréquemment dans les réactions de la moitié postérieure du corps, où, à partir du 2^e ou 3^e jour après l'opération, la réaction crépusculaire cesse de se produire, alors qu'elle continue à se manifester normalement dans la partie antérieure.

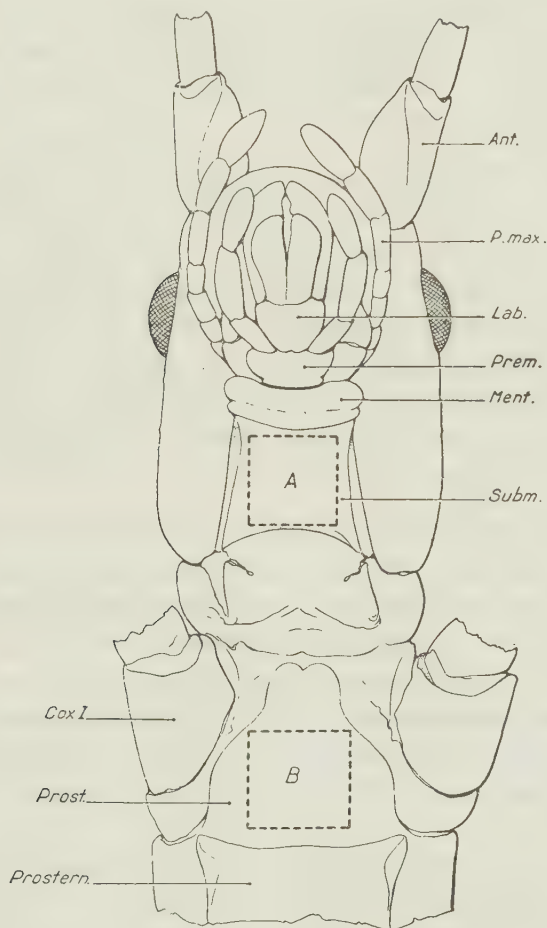


FIG. 34. — Tête et prothorax. Vue externe ventrale. Volets A et B d'ouverture des téguments pour l'ablation du ganglion sous-œsophagien et du ganglion prothoracique.

Ant. : antenne ; *Cox. I* : coxopodite ; *Lab.* : labium ; *Ment.* : mentum ; *P. max.* : palpe maxillaire ; *Prém.* : prémentum ; *Prost.* : prosternum ; *Prostern.* : prosternellum ; *Subm.* : submentum.

Les expériences qui seront relatées maintenant : ablations de ganglions et de connectifs effectuées à des niveaux variés ont été entreprises afin de rechercher, d'une part si la dissociation des réactions des deux moitiés du corps apparaît d'emblée lors d'interventions plus sérieuses

que de simples sections, d'autre part s'il existe une relation entre le niveau de la dissociation et celui de l'opération.

Les interventions suivantes ont été réalisées : ablation du ganglion prothoracique (13 animaux), ablation du ganglion métathoracique (5 animaux), ablation des connectifs prothoraciques (18 animaux), mésothoraciques (16 animaux), métathoraciques (10 animaux) et abdominaux (2^e segment abdominal, 5 animaux ; 5^e segment abdominal, 2 animaux) (tableaux 34 à 40).

TECHNIQUE OPÉRATOIRE. — La chaîne nerveuse ventrale est presque immédiatement sous-jacente au tégument ventral ; ces opérations sont donc assez faciles. Les ganglions situés à l'extrémité postérieure des segments correspondants sont enlevés aisément par l'ouverture d'un petit volet carré. L'ablation des connectifs se fait en deux temps : l'ouverture d'un volet antérieur permet d'effectuer une première section proximale ; un second volet est découpé au niveau de l'extrémité distale des connectifs, ceux-ci sont sectionnés puis retirés par une traction exercée à la pince sur leur bord distal libre.

RÉSULTATS DES INTERVENTIONS. — Le compte-rendu détaillé des réactions chromatiques présentées par les animaux pendant les quelques jours qui suivent ces interventions est assez difficile, car l'une de leur caractéristique est une grande hétérogénéité ; on peut dire néanmoins que les premiers résultats sont amplement confirmés puisque de nouveau des troubles des réactions chromatiques de la partie postérieure du corps s'observent, souvent plus prononcés et plus précoces qu'auparavant ; la chaîne nerveuse ventrale semble donc jouer un certain rôle dans l'adaptation chromatique.

L'examen des deux tableaux ci-contre qui rendent compte, d'une part du pourcentage des animaux ayant présenté à l'un quelconque des jours suivant chacun des différents types opératoires le retour d'une variation crépusculaire normale, d'autre part de l'état chromatique crépusculaire des animaux au lendemain de l'opération, permet de constater que la gravité des répercussions entraînées (pourcentage d'animaux déficients) est d'autant plus grande que le niveau de l'intervention est plus antérieur.

Ainsi l'apparition d'une livrée crépusculaire normale s'observe au moins une fois, dans 100/100 des cas après ablation du ganglion métathoracique, dans 85/100 des cas seulement après ablation du ganglion

Tableau XV. — PERSISTANCE D'UNE ADAPTATION CHROMATIQUE NORMALE APRÈS DES INTERVENTIONS DIVERSES PORTANT SUR LA CHAÎNE NERVEUSE VENTRALE.

Nature de l'intervention	Pourcentage d'animaux présentant la persistance d'une adaptation chromatique normale
<i>Section des connectifs :</i>	
prothoraciques	80/100
mésothoraciques	100/100
<i>Ablation des connectifs :</i>	
prothoraciques	44/100
mésothoraciques	50/100
métathoraciques	50/100
abdominaux	100/100
<i>Ablation du ganglion :</i>	
prothoracique	85/100
métathoracique	100/100

Tableau XVI. — ÉTAT CHROMATIQUE CRÉPUSCULAIRE DES ANIMAUX AU LENDEMAIN DES INTERVENTIONS.

Nature de l'intervention	Nombre d'animaux opérés	État chromatique des animaux				
		5	5-1	3	3-1	2 ou 1
<i>Section des connectifs :</i>						
prothoraciques	10	50/100	40/100			10/100
mésothoraciques	9	66/100	34/100			
<i>Ablation des ganglions :</i>						
prothoraciques	13	54/100	38/100	8/100		
métathoraciques	5	100/100				
<i>Ablation des connectifs :</i>						
prothoraciques	18	39/100	28/100		5/100	28/100
mésothoraciques	16	19/100	36/100	6/100	19/100	
métathoraciques	10	50/100	10/100		20/100	20/100
abdominaux	7	100/100				

prothoracique ; dans 100/100 des cas après ablation des connectifs abdominaux, 50/100 des cas après ablation des connectifs métathoraciques ou mésothoraciques, 44/100 des cas après ablation des connectifs prothoraciques.

Au lendemain de l'intervention, 100/100 des animaux sont normaux après l'ablation du ganglion métathoracique, 54/100 seulement après l'ablation du ganglion prothoracique.

Les animaux déficients présentent le plus souvent une réaction typique de la partie antérieure du corps, la partie postérieure restant claire (5-1) ; parfois l'assombrissement de la partie antérieure n'est que moyen (3-1) ; enfin, dans certains cas, l'animal présente une coloration intermédiaire de l'ensemble du corps ou reste complètement clair.

Les interventions portant sur les ganglions ou les connectifs abdominaux et même métathoraciques se révèlent de peu d'importance. Par contre l'ablation des connectifs ou du ganglion prothoraciques entraîne dans un pourcentage élevé de cas des déficiences de la réaction crépusculaire, qui vont en s'accroissant aux différents jours suivant l'intervention.

Il faut noter que l'ablation des connectifs semble provoquer des répercussions plus graves que celle du ganglion qui leur fait suite. La constatation de ce fait est d'une certaine importance car elle suggère que les connectifs de la chaîne ventrale pourraient participer d'une manière quelconque à la variation chromatique.

Un autre fait intéressant à constater est que le niveau de l'intervention influe, dans certains cas tout au moins, sur celui de la dissociation. Ainsi après l'ablation des connectifs prothoraciques (voir tableau 36) la limite entre la partie antérieure du corps qui réagit normalement et la partie postérieure qui ne réagit plus, se situe souvent, non pas dans la moitié postérieure du métathorax ou à l'extrémité du second segment abdominal, mais dans une partie beaucoup plus antérieure, à la limite du segment prothoracique (état chromatique 5-1-1).

CONCLUSION. — Les résultats des expériences qui viennent d'être relatées vont dans l'ensemble dans le sens de l'hypothèse d'une participation de la chaîne nerveuse ventrale à la commande de la variation chromatique, participation dont l'importance décroît de l'avant vers l'arrière du corps puisque les perturbations entraînées par ces interventions sont d'autant plus manifestes que le niveau de l'intervention est

antérieur (pourcentage plus élevé d'animaux déficients, déplacement postéro-antérieur de l'origine de la partie du corps déficiente).

REMARQUE. — Il convient de remarquer cependant que quel que soit le type d'intervention réalisé, et le pourcentage d'animaux déficients qui en découle, il subsiste toujours un certain nombre d'animaux chez lesquels l'opération demeure sans effet.

Ainsi le lendemain de l'ablation des connectifs prothoraciques, 61/100 des animaux présentent des troubles de la variation crépusculaire, mais 39/100 des animaux continuent néanmoins à s'assombrir normalement.

Les déficiences atteignent un pourcentage élevé quelques jours après l'intervention, mais ne s'observent dès le jour de celle-ci que dans un nombre de cas assez restreint.

Tableau XVII. — ACCENTUATION DES TROUBLES EN FONCTION DU TEMPS.

Nature de l'opération	Temps écoulé	État chromatique				
		5	5-1	3	3-1	2 ou 1
Ablation du ganglion prothoracique	2 ^e jour	54/100	38/100	8/100		
	3 ^e jour	46/100	30/100	8/100		16/100
	4 ^e jour	17/100	42/100	8/100	8/100	25/100
	5 ^e jour		45/100		33/100	22/100
Ablation du ganglion métathoracique	2 ^e jour	100/100				
	3 ^e jour	50/100	50/100			
	4 ^e jour		50/100	50/100		
	5 ^e jour				100/100	

De plus l'apparition d'une dissociation antéro-postérieure n'est pas l'unique modalité de déficience et l'on peut observer, assez rarement il est vrai, un assombrissement moyen s'étendant à l'ensemble du corps.

L'importance de la chaîne nerveuse ventrale est donc nettement moindre que celle du cerveau et du ganglion sous-œsophagien, et il n'est pas possible d'exclure complètement, à la suite de ces expériences, l'hypothèse d'un rôle indirect qu'elle exercerait sur l'adaptation chromatique, les troubles observés pouvant résulter, par exemple, d'une insuffisance de l'oxygénation du sang des parties du corps postérieures au niveau de l'opération ; ATZLER relate en effet que la variation crépuscu-

laire ne peut se produire en l'absence d'oxygène ; or on observe, notamment quelques jours après ces interventions, un aplatissement du corps des animaux qui pourrait résulter de troubles respiratoires, (le contrôle des mouvements d'ouverture des stigmates est assuré par les nerfs médians issus des ganglions ventraux).

COMPORTEMENT. — Le comportement des animaux est sérieusement troublé par ces interventions, selon des modalités qui varient avec leur niveau. Si elles portent sur les connectifs ou le ganglion prothoracique, il s'en suit une suppression de la marche et une inertie complète des animaux comme lors d'une ablation du ganglion sous-œsophagien ; si, par contre, les connexions demeurent intactes entre le ganglion sous-œsophagien et un ou plusieurs ganglions thoraciques, la marche continue à se faire au moyen des pattes antérieures ; les pattes postérieures demeurent capables de mouvements si le ganglion qui assure leur innervation est présent, mais la rupture des connexions de celui-ci avec le ganglion sous-œsophagien rend impossible la coordination de la marche, et l'animal qui se déplace au moyen de ses pattes antérieures traîne péniblement ses pattes postérieures.

Il est curieux d'observer parallèlement une dissociation dans les attitudes des deux parties du corps. La partie antérieure seule continue à présenter une alternance périodique du comportement avec catalepsie diurne et activité nocturne, alors que la partie postérieure reste dans un état d'inertie permanent ; les pattes sont immobiles, écartées du corps et ne prennent jamais la position caractéristique de catalepsie diurne.

Le contrôle du comportement apparaît donc chez le Phasme comme essentiellement nerveux et non humoral ; les mécanismes qui régissent les variations synchrones de la coloration et du comportement ne semblent pas être de même nature comme on aurait pu le penser (commande simultanée de l'activité et du changement de couleur crépusculaire par la substance chromactive du système nerveux central) et comme le suggèrent les expériences récentes de HARKER sur la Blatte, *Periplaneta americana*, d'où il ressort que l'activité nocturne de cet Insecte est sous la dépendance d'un facteur humoral provenant du ganglion sous-œsophagien (l'implantation du ganglion sous-œsophagien dans un animal décapité fait réapparaître l'alternance normale de phases d'activité nocturne et de repos diurne).

Chez le Phasme, on observe fréquemment après l'ablation des lobes

optiques, de façon permanente après l'ablation du cerveau, une association anormale des phases diurnes et nocturnes de ces deux phénomènes. De plus, alors que l'ablation du cerveau comme celle du ganglion sous-œsophagien entraîne la permanence de l'état chromatique diurne, ces deux interventions ont une action opposée en ce qui concerne le comportement : l'ablation du cerveau provoque la suppression de la phase diurne de repos, celle du sous-œsophagien la disparition de toute activité¹. Il est intéressant de noter que du point de vue du comportement comme du point de vue du changement de couleur, le cerveau et le ganglion sous-œsophagien semblent former un complexe fonctionnel indissociable et s'opposent par là au reste du système nerveux central.

B. — INJECTIONS D'EXTRAITS.

1. — *Présence de substance chromactive dans les ganglions de la chaîne nerveuse ventrale.*

Les expériences d'ablation de ganglions et de connectifs de la chaîne nerveuse ventrale fournissent une indication mais non une preuve en faveur de l'hypothèse d'une participation de celle-ci dans la libération de la substance chromactive. Il sera aisé en testant l'activité des extraits de ganglions ventraux d'apporter un élément décisif à ce problème.

Des injections d'extraits du ganglion prothoracique et du second ganglion abdominal ont été effectuées. Pour une dose équivalant à 1/2 ganglion, injectée par individu, les animaux présentent des réactions chromatiques extrêmement nettes : la réaction moyenne est de 4,6 pour le ganglion prothoracique, de 4,2 pour le ganglion abdominal. Les ganglions de la chaîne nerveuse ventrale contiennent donc également la substance chromactive.

Si l'on se rappelle, cependant, qu'un extrait cérébral provoque encore, pour une dose égale à 1/100, une réaction d'une valeur moyenne de 4,9, on est tenté de penser que la concentration de la substance chromactive dans les ganglions thoraciques et surtout dans les ganglions abdominaux doit être assez faible.

1. La même constatation a été faite par différents auteurs, U. BUDDENBROCK, SCHLEIP, ATZLER.

2. — *La teneur en substance chromactive décroît de la partie antérieure vers la partie postérieure du système nerveux central.*

Cette constatation incite à comparer la teneur respective en substance chromactive du cerveau, du ganglion sous-œsophagien, des ganglions thoraciques et des ganglions abdominaux, en procédant à l'injection de doses extrêmement faibles d'extraits de ces différents organes.

Les résultats sont tout à fait clairs. Le cerveau et le ganglion sous-œsophagien sont très riches en substance chromactive ; le ganglion sous-œsophagien probablement un peu moins que le cerveau. La teneur en substance chromactive des autres ganglions est nettement plus faible, elle décroît de la partie antérieure vers la partie postérieure du corps. le 1/20 du ganglion mésothoracique est encore capable d'induire une réaction forte, la même fraction d'un ganglion abdominal est totalement inactive. Le 1/100 du ganglion mésothoracique ne provoque plus de réaction d'assombrissement alors que cette même fraction du ganglion sous-œsophagien ou du cerveau provoque encore une réaction maximale.

Tableau XVIII. — ACTIVITÉ COMPARÉE DES DIFFÉRENTS ÉLÉMENTS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL POUR DES DILUTIONS CROISSANTES.

Organe utilisé	Réaction chromatique moyenne pour des dilutions croissantes				
	1/2	1/20	1/100	1/1000	1/2000
Cerveau	5	4,9	4,9		2,2
Ganglion sous-œsophagien	4,8	5	4,7	1	
Ganglion mésothoracique		4,3	1,6		
2 ^e ganglion abdominal	4,2	1,3			

La façon dont décroît avec la dilution l'activité des extraits d'un ganglion abdominal mérite de retenir quelque peu l'attention et d'être comparée à ce que l'on observait précédemment avec les extraits de *corpora cardiaca*. Les réponses pour des doses injectées d'1/2 et d'1/20 montrent que, dans le cas du ganglion abdominal, on passe pour une dilution dix fois plus grande, d'une réaction maximale à une réaction nulle ; il existe donc un seuil de concentration efficace situé entre 1/2 et 1/20, au dessous duquel l'effecteur ne réagit plus à la substance du système nerveux central. Dans le cas des *corpora cardiaca* il en va tout autrement : une dose forte (1) provoque une réaction moyenne et non maximale, une dose dix fois plus faible une réaction non pas nulle mais également moyenne. La substance des *corpora cardiaca* est présente en grande quantité mais son efficacité est faible, la substance contenue dans le ganglion abdominal a une efficacité maximale mais sa concentration est faible.

La présence de substance chromactive dans les ganglions de la chaîne ventrale apporte une explication aux troubles observés après les interventions portant sur celle-ci et il apparaît comme assez plausible qu'une libération de substance chromactive, tout au moins en quantité faible, puisse se faire normalement à partir de ses ganglions, ce qui permettrait à l'adaptation crépusculaire de se réaliser rapidement, de façon homogène, dans la totalité du corps particulièrement allongé de ces animaux et pourrait permettre par ailleurs des réactions d'assombrissement locales réflexes commandées par les ganglions.

Il semble qu'on puisse effectivement provoquer par des excitations de types divers la libération de faibles quantités de substance chromactive à partir des ganglions ventraux ; après une ligature on observe parfois un assombrissement léger de la partie postérieure du corps ; de plus on peut par des excitations électriques de ganglions ou de connectifs, des traumatismes, le transport des animaux en chambre humide, induire dans certains cas, chez des animaux ligaturés ou décapités, l'apparition d'un assombrissement moyen.

Les assombrissements localisés observés par GIERBERG, en réponse à des excitations de pression, de lésion, ou de température, que cet auteur expliquait par la possibilité d'une action directe sur les cellules pigmentaires de certains facteurs, étaient probablement dues à une faible libération de substance chromactive par les ganglions ventraux en réponse aux excitations portées sur les segments correspondants.

3. — *Présence de substance chromactive dans les connectifs de la chaîne ventrale.*

Il reste à savoir à quel niveau s'effectue la libération de la substance chromactive et ceci nous ramène au problème abordé dans la première partie de ce chapitre. Nous avons vu que la substance cérébrale semble ne pouvoir être libérée qu'à partir du ganglion sous-œsophagien¹. On peut se demander alors si le système des nerfs médians impairs, qui débute précisément au niveau du ganglion sous-œsophagien et se continue tout au long de la chaîne nerveuse ventrale, ne serait pas impliqué dans la décharge de la substance chromactive. Les travaux récents d'ALEXAN-

1. Des recherches histologiques et expérimentales tendant à mettre en évidence l'existence d'un centre cérébral de libération de la substance chromactive sont restées sans succès ; de plus, des extraits de têtes entières dépourvues des organes contenant des substances chromactives, cerveau, ganglion sous-œsophagien, collier péri-œsophagien, *corpora cardiaca*, se montrent dépourvus d'activité, ce qui semble bien indiquer que de tels centres n'existent pas chez les Insectes.

DROWICZ ont montré que, chez les Crustacés, les rameaux nerveux pairs issus des connectifs médians (nerfs médians) forment des plexus adjacents au sinus sanguin ventral, où l'on observe la présence de terminaisons nerveuses amplement ramifiées, n'assurant l'innervation d'aucun organe. Leur fonction pourrait être, selon ALEXANDROWICZ, de libérer dans le sang des produits de sécrétion nerveux.

Chez les Insectes, il existe également, selon cet auteur, des formations d'un aspect analogue sur le trajet des rameaux pairs issus des nerfs médians ; nous avons pu vérifier leur existence chez les Phasmides au cours de quelques essais préliminaires de coloration vitale au bleu de méthylène.

Quelques expériences ont été entreprises pour voir si ces formations n'interviendraient pas chez les Insectes dans la libération des substances chromactives : ablations du nerf médian issu du ganglion sous-œsophagien (voir la description donnée p. 82 et fig. 8), injections d'extraits préparés à partir de ces nerfs et des rameaux pairs auxquels ils donnent naissance.

L'ablation du nerf médian, réalisée sur deux animaux s'est montrée sans effet (tableau 41). Les extraits se sont révélés dépourvus de toute activité (réaction moyenne : 1) (tableau 42). L'hypothèse proposée ne peut donc être retenue ; il est probable que si ces formations jouent effectivement un rôle neuro-glandulaire, la substance qu'elles libèrent régit un phénomène différent de l'adaptation chromatique.

La décharge de la substance chromactive ne se faisant pas à partir des nerfs médians, j'ai testé l'activité des connectifs de la chaîne nerveuse ventrale, et également celle des rameaux nerveux pairs qui semblent doubler les connectifs thoraciques, émergeant des ganglions et y pénétrant au voisinage de ceux-ci.

Les résultats de ces expériences ont été fort intéressants car ils ont permis de constater que les connectifs de la chaîne ventrale contiennent la substance chromactive (réaction moyenne : 4,6) ; l'inactivité des doubles connectifs (réaction moyenne : 1) et d'autres nerfs tels que le nerf fémoral (réaction moyenne : 1,5) prouve, cependant, que la substance dont il s'agit n'est pas un facteur non-spécifique présent dans l'ensemble du système nerveux (tableau 42).

La concentration de la substance chromactive au niveau des connectifs n'est pas très forte : une dose égale à 1/20 est inefficace (réaction moyenne : 1,7).

III. — Discussion : rôle des différents éléments du système nerveux central Élaboration ou conduction de la substance chromactive.

Les résultats des différentes expériences relatées dans ce chapitre contribuent à faire admettre l'idée de la présence d'une substance chromactive identique à la substance cérébrale dans les différents centres du système nerveux central et dans les connectifs qui les relient les uns aux autres.

Le problème qui se pose maintenant est de savoir si les ganglions de la chaîne nerveuse ventrale élaborent les faibles quantités de substance chromactive qu'ils contiennent ou s'ils interviennent seulement dans sa conduction et sa libération.

La première hypothèse semblerait plus plausible, car bien que l'existence de phénomènes de cheminement le long des axones, des produits de sécrétion élaborés dans des éléments nerveux, soit à présent bien démontrée, il semble qu'un tel cheminement de la tête vers l'extrémité du corps soit un mécanisme bien difficile et nécessairement assez long. Cependant les faits expérimentaux vont plutôt dans le sens de la seconde hypothèse : présence de substance chromactive dans les connectifs, teneur décroissante des ganglions en substance chromactive de la partie antérieure vers la partie postérieure du corps. De plus celle-ci permet de comprendre pourquoi une ligature suspend complètement les réactions chromatiques de la partie postérieure du corps, fait qui demeurerait autrement inexplicable ; on ne peut invoquer, en effet, dans ce cas, la suppression d'une commande nerveuse qui serait nécessaire pour provoquer la libération de la substance chromactive au niveau des différents ganglions, car on peut constater qu'une ligature n'empêche pas la transmission des influx nerveux : si l'on exerce des excitations électriques au niveau des connectifs ou des ganglions thoraciques, on déclenche des réactions motrices aussi bien dans la partie du corps antérieure à la ligature que dans la partie postérieure à celle-ci. L'explication la plus valable semble donc être que la substance chromactive est effectivement élaborée dans la seule partie céphalique du corps, mais chemine le long de la chaîne nerveuse ventrale et est libérée tout au long de celle-ci¹.

1. A moins évidemment que ce ne soit la présence dans le sang de la substance provenant de la région céphalique, qui déclenche une sécrétion d'appoint par les différents ganglions ventraux.

Si on effectue une ligature peu après la tombée de la nuit, lorsque les animaux sont dans un état d'adaptation crépusculaire complète, on note, déjà deux heures après l'intervention, un éclaircissement complet de la partie postérieure du corps. Ce délai de deux heures correspond précisément au temps nécessaire à l'adaptation chromatique pour se réaliser lors d'un apport de substance chromactive (injection). Il faut donc admettre que la libération de substance chromactive dans la partie postérieure du corps cesse dès la pose de la ligature.

Notons en passant que cette expérience permet de faire une constatation intéressante en ce qui concerne les modalités de sécrétion de l'hormone pigmentaire au cours de la nuit et également en ce qui concerne ses modalités de destruction. La sécrétion ne s'effectue pas de façon massive, en une fois, dès le crépuscule, mais se prolonge pendant toute la nuit. Il est probable que sous l'action d'enzymes présents dans le sang ou au niveau des téguments¹, la substance chromactive subit des transformations assez rapides qui la rendent inactive. En fait, l'injection du sang d'un animal en adaptation à l'obscurité ne produit pas le changement de couleur d'un animal clair. Une telle rapidité de destruction de la substance qui provoque l'assombrissement, chez des animaux dépourvus d'hormone antagoniste éclaircissante, représente un dispositif indispensable pour la réalisation d'une adaptation chromatique rapide et efficace. La perception des excitations lumineuses provoque probablement une inhibition de la sécrétion de l'hormone qui se déroule de façon continue lorsque celle-ci est levée ou contrebalancée par des excitations sensorielles différentes.

Si l'on compare l'activité d'une dose assez forte (1/2) d'un extrait de ganglion mésothoracique prélevé sur un animal ayant subi la veille une section des connectifs mésothoraciques, à celle d'un extrait effectué à partir du même ganglion d'un animal normal, on constate que, dans le premier cas, le ganglion mésothoracique est beaucoup moins actif (réaction moyenne : 3).

L'extrait d'un ganglion mésothoracique prélevé sur un animal ligaturé est également faiblement actif. (Il est probable que l'assombrissement léger observé dans la partie postérieure du corps à la suite d'une

1. CARSTAM a pu mettre en évidence, chez les Crustacés, dans des extraits de téguments de différentes espèces, la présence d'un enzyme provoquant l'inactivation de l'hormone pigmentaire.

ligature provient d'une décharge de la substance contenue dans les ganglions et épuise la teneur de ceux-ci en hormone pigmentaire).

Les ganglions ventraux s'appauvrissent donc en substance chromactive en l'absence de relations normales avec la tête et l'on peut en déduire que le rôle de la chaîne ventrale est vraisemblablement un rôle de conduction et de libération et non d'élaboration.

Les quantités libérées normalement au niveau des ganglions ventraux sont probablement assez faibles puisque l'adaptation crépusculaire peut, dans certains cas tout au moins, se réaliser encore de façon typique après les interventions postérieures au ganglion sous-œsophagien. Comme il a été dit plus haut, il est vraisemblable que les quantités les plus importantes de substance chromactive sont libérées au niveau du ganglion sous-œsophagien. Le schéma suivant peut être proposé :

Élaboration de la substance chromactive : Tritocérébron.

Conduction et libération importante : Collier péri-œsophagien, ganglion sous-œsophagien.

Conduction et libération faible : Connectifs et ganglions de la chaîne nerveuse ventrale.

Il ne subsiste que deux points sur lesquels il semble difficile de se prononcer :

1° La libération se fait-elle également à partir du cerveau ?

2° L'élaboration se fait-elle partiellement dans le ganglion sous-œsophagien ?

Des implantations de l'un et de l'autre de ces deux organes isolés ont donné des résultats positifs (assombrissement survenant dans une région assez large autour de l'implantat), ce qui semblerait indiquer que le cerveau est capable de libérer la substance chromactive (tableau 43).

Ces implantations ont été faites sur des animaux privés de cerveau ou dans la partie postérieure du corps d'animaux ligaturés. Les réponses observées sont nettement moins régulières que lors d'injections d'extraits, ce qui est probablement dû au fait qu'une implantation à la pince dans un organisme assez turgescent peut s'accompagner, dans certains cas, d'une lésion de l'organe implanté. De plus, l'assombrissement observé est rarement uniforme, mais s'étend, seulement, largement autour de l'implantat, peut être en raison d'une diffusion difficile des substances sécrétées.

La réaction d'assombrissement se manifeste approximativement dans les mêmes délais qu'à la suite d'une injection d'extrait c'est-à-dire 2 à 3 heures après l'implantation ; parfois elle apparaît plus tardivement (4 à 6 heures). Elle est générale-

ment d'assez courte durée et disparaît en 4 à 6 heures. Les organes implantés n'ont pas présenté une activité sécrétoire continue ni une véritable rythmicité sécrétoire, mais dans certains cas on a pu observer en dehors de l'assombrissement consécutif à l'implantation, l'apparition spontanée d'un assombrissement localisé survenant le lendemain ou le surlendemain de l'intervention, parfois au crépuscule. L'organe implanté peut probablement, dans des circonstances de bonne survie, conserver une certaine périodicité sécrétoire.

D'autre part, il ne se produit pas, pour le ganglion sous-œsophagien, une perte d'activité comparable à celle du ganglion mésothoracique, lorsque l'on sectionne le collier péri-œsophagien ou effectue l'ablation du cerveau ; ses extraits continuent à induire, dans ces deux cas, une réaction maximale des pigments (réaction moyenne sur 15 animaux ayant reçu une dose égale à 1/20 de ganglion : 4,9). Il se peut donc que le ganglion sous-œsophagien contienne également quelques éléments capables d'élaborer la substance chromactive.

IV. — Recherches histologiques.

L'application au ganglion sous-œsophagien d'une des techniques qui a permis de mettre en évidence dans la portion tritocérébrale du cerveau l'existence de produits de sécrétion (coloration à la fuchisine d'Altmann précédée d'une fixation au Helly ou au Regaud) révèle effectivement, dans les parties fibreuses latérales antérieures du ganglion sous-œsophagien, la présence de flaques analogues à celles qui ont été trouvées dans la partie tritocérébrale du cerveau et dans le collier péri-œsophagien (microphoto. 1 et 2, pl. VIII). Cette constatation histologique confirme l'hypothèse selon laquelle la substance chromactive tritocérébrale cheminerait par la voie du collier péri-œsophagien jusqu'au ganglion sous-œsophagien au niveau duquel elle serait libérée. En ce qui concerne l'existence d'une sécrétion cellulaire, les éléments sont encore insuffisants pour pouvoir se prononcer, mais j'ai pu constater dans certaines cellules, la présence de phénomènes de neuro-sécrétion. Après utilisation de la technique à l'hématoxyline chromique de Gomori on observe des granulations colorées en bleu-noir, dans quelques cellules de taille moyenne, situées dans les parties latéro-dorsales du ganglion (microphoto. 2, pl. VII) ; après fixation et coloration cytologique (fuschine d'Altmann sur matériel post-chromé fixé au Helly) j'ai constaté par ailleurs l'aspect très particulier d'un groupe de quelques cellules de taille moyenne, au cytoplasme très fortement chromophile,

situées dans la partie postéro-ventrale du ganglion (microphoto. 6, pl. VII et 3, pl. VIII) ; l'une d'entre elles contenait une énorme flaque cytoplasmique rosée et également quelques flaques nucléaires de grande taille entourant le nucléole. Il est impossible de dire à l'heure actuelle si ces phénomènes de neuro-sécrétion ont un rapport avec l'élaboration de la substance chromactive. Signalons que la présence de cellules neuro-sécrétrices a été observée dans le ganglion sous-œsophagien de différentes espèces (DAY, 1940 ; B. SCHARRER, 1941 ; ARVY et GABE, 1952, *a, b, c* ; 1953 ; BOUNHIOL, GABE et ARVY, 1953 ; LHOSTE, 1953 ; B. SCHARRER, 1955 *a, b*)¹ ; leur signification physiologique demeure obscure ; deux d'entre elles semblent intervenir dans la régulation de la reproduction, montrant des modifications profondes après castration (B. SCHARRER).

La série de microphotographies de la planche VII donne une idée de l'anatomie du ganglion sous-œsophagien du Phasme, *Carausius morosus*, et des principaux types cellulaires qui s'y trouvent. On note la présence de nombreux grands neurones ; quatre d'entre eux sont d'une taille véritablement énorme puisqu'ils dépassent 80 μ chez l'adulte ; ce sont d'une part deux grands neurones médians dorsaux, d'autre part deux grands neurones latéro-ventraux qui, si on se réfère à l'étude de ZAWARZIN sur la larve d'*Aeschna* (1924) représenteraient les éléments d'origine des fibres motrices du nerf médian. L'existence de phénomènes de neuro-sécrétion n'a pu être constatée dans ces éléments de grande taille ; leur cytoplasme, comme celui des grands neurones cérébraux, se présente, notamment après l'emploi des techniques mitochondriales, tantôt avec une structure homogène, tantôt avec une structure réticulée (microphoto. 4, pl. VIII),

V. — Conclusion.

On peut déceler la présence d'une substance chromactive identique à la substance cérébrale dans l'ensemble du système nerveux central, ganglions et connectifs.

Le ganglion sous-œsophagien en contient une quantité importante, la teneur des autres ganglions est plus faible ; elle décroît de l'avant vers l'arrière du corps ; les ganglions abdominaux n'en contiennent que des quantités réduites.

1. Rappelons que STUTINSKY a signalé, en 1952, la présence dans le ganglions sous-œsophagien des Phasmides de fibres colorables par l'hématoxyline chromique.

Il semble que l'ensemble du système nerveux central participe dans une certaine mesure à la commande de l'adaptation chromatique, en libérant de faibles quantités de substance chromactive provenant sans doute de la région céphalique par la voie des connectifs.

La libération la plus importante se fait au niveau du ganglion sous-œsophagien, qui élabore peut-être également une certaine quantité d'hormone pigmentaire, mais la reçoit plus probablement du cerveau par la voie du collier péri-œsophagien.

Il ne semble pas exister comme chez les Crustacés d'organes distincts assurant la libération de la substance chromactive ; celle-ci ne se fait ni à partir de la commissure tritocérébrale, ni à partir du système des nerfs médians, mais probablement à partir des connectifs ou des ganglions eux-mêmes.

CHAPITRE IX.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Il ressort des recherches effectuées sur les Phasmides au moyen de techniques expérimentales diverses, que les mécanismes régissant l'adaptation chromatique sont d'une assez grande complexité.

Ces Insectes possèdent deux substances qualitativement différentes, bien qu'assez proches, capables d'induire des migrations des pigments hypodermiques. L'une est contenue dans les *corpora cardiaca*, l'autre dans le système nerveux central et notamment dans le cerveau.

La substance des *corpora cardiaca* dérive probablement de la substance cérébrale, et parvient à ces organes où elle est présente en grande quantité par la voie d'une troisième paire de *nervi corporis cardiaci* issue du tritocérébron. Elle induit une migration modérée des pigments et permet vraisemblablement à l'Insecte de se maintenir dans une livrée d'une tonalité intermédiaire. Mais il est possible également qu'elle intervienne dans la commande d'un phénomène différent de l'adaptation chromatique, qui pourrait être, par exemple, la régulation du métabolisme de l'eau.

La substance du système nerveux central agit sur les pigments d'une manière différente et provoque l'apparition de la livrée crépusculaire

(assombrissement maximum). Son élaboration s'effectue dans la partie deuto-tritocérébrale du cerveau et peut-être également dans le ganglion sous-œsophagien. C'est à partir de ce dernier organe que semble se faire essentiellement sa libération dans le sang. La chaîne nerveuse ventrale participe également, mais dans une mesure beaucoup plus faible et qui décroît de l'avant vers l'arrière du corps, à la libération de la substance chromactive ; il ne semble pas qu'elle intervienne dans l'élaboration de la substance chromactive, qui provient probablement de la région céphalique par la voie des connectifs.

Cette régulation qui met en jeu d'une part le système nerveux central, d'autre part un organe neuro-glandulaire, et qui fait intervenir deux substances agissant différemment sur les mêmes effecteurs, diffère, à bien des égards, des mécanismes qui régissent l'adaptation chromatique chez les Crustacés ou chez les Vertébrés, mais présente cependant, dans ses grandes lignes et dans sa complexité même, une ressemblance avec ceux-ci. En effet, chaque fois que l'étude de l'adaptation chromatique d'une espèce ou d'un groupe a été approfondie, il s'est révélé qu'il ne s'agissait pas d'un phénomène simple et qu'il existait toujours une dualité de commande des mêmes effecteurs ou d'effecteurs différents, commande nerveuse et commande humorale dans certains cas, commandes humérales diverses, parfois antagonistes dans d'autres cas. Il est intéressant de remarquer également que le système nerveux central est toujours, d'une manière ou d'une autre, impliqué dans la régulation de l'adaptation chromatique ; le terme d'hormone ne convient probablement pas aux substances chromactives qui seraient plutôt à rapprocher des médiateurs chimiques.

DEUXIÈME PARTIE

L'ADAPTATION CHROMATIQUE
CHEZ LA LARVE DE LA CORÈTHRE

CHAPITRE PREMIER.

DESCRIPTION DU PHÉNOMÈNE

Un phénomène d'adaptation chromatique physiologique comportant, comme chez le Phasme, des migrations intracellulaires de corpuscules pigmentaires, placées sous la dépendance d'une commande humorale, existe également chez la larve de la Corèthre, *Corethra plumicornis* (*Choborus crystallinus*).

Les effecteurs sont cependant, dans ce cas, notablement différents ; ce sont de véritables chromatophores semblables à ceux des Vertébrés

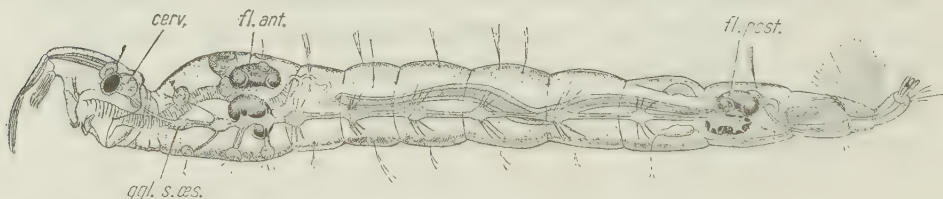


FIG. 35. — La larve de la Corèthre (d'après WEISMANN, 1866). *cerv.* : cerveau ; *ggl. s. œs.* : ganglion sous-œsophagien ; *fl. ant.* et *fl. post.* : flotteurs antérieurs et postérieurs.

ou des Crustacés, dans lesquels des déplacements centrifuges et centripètes permettent au pigment contenu dans une cellule, de constituer un large revêtement ou de se réduire à un amas ponctiforme. Par leur nature embryologique ils sont plus proches des chromatophores typiques que des cellules pigmentées des Phasmes, puisque ce sont des éléments sous-hypodermiques, probablement conjonctifs.

Ces chromatophores ne sont pas répartis de façon uniforme sur l'ensemble du corps, mais strictement localisés en certaines régions ; leurs

modifications n'occasionnent donc pas un changement de livrée, mais des variations locales qui sont liées non aux variations nyctémérales d'éclairement, mais à la luminosité du fond sur lequel se trouve l'animal.

I. — Disposition des chromatophores.

Les chromatophores de la larve de Corèthre ne constituent pas un revêtement complet du corps¹, mais sont localisés à la surface de l'appareil trachéen de ces animaux, appareil apneustique assez particulier, comprenant deux paires de volumineux sacs remplis d'air, en forme de reins, situés l'un vers le tiers antérieur (3^e segment), l'autre plus petit, vers le tiers postérieur (10^e segment) du corps².

A leur stade de dispersion maximum, les chromatophores se présentent sous l'aspect de cellules polyédriques jointives qui recouvrent totalement de leur pigment noir la surface dorso-latérale des flotteurs ; l'aspect brillant de ceux-ci, qui rendrait particulièrement visible, notamment sur un fond noir, cet animal complètement transparent, est masqué par la présence de ces chromatophores, qui assument certainement un rôle de protection fort utile pour l'animal³.

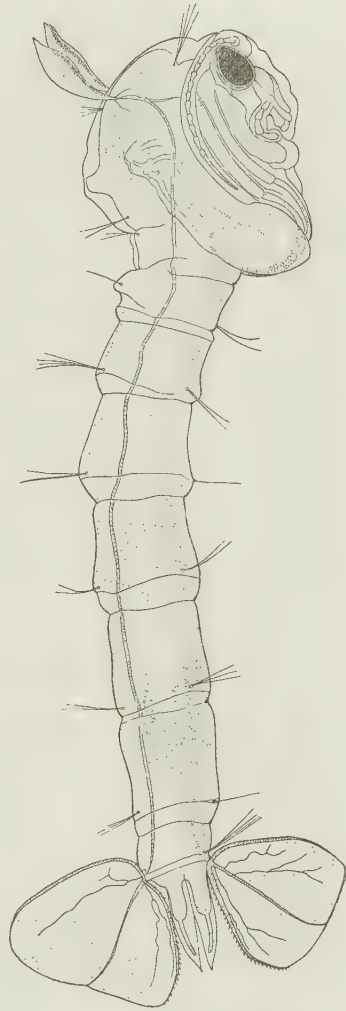


FIG. 36. — La nymphe de la Corèthre (d'après WEISMANN, 1866).

1. Outre les chromatophores noirs qui revêtent la paroi des flotteurs, on peut remarquer parfois, notamment chez les larves âgées du dernier stade, la présence de chromatophores jaunes disposés sous l'hypoderme céphalique.

2. Il est probable que les sacs trachéens jouent un rôle hydrostatique, permettant à l'animal de maintenir son corps en position horizontale et à des profondeurs variables, conditionnées par des modifications de taille des flotteurs ; selon FRANKENBERG, l'animal compenserait l'augmentation de poids qui accompagne toute prise de nourriture, par un accroissement de volume de ses flotteurs.

3. Selon U. GELEI, les chromatophores joueraient essentiellement un rôle de protection contre le froid, grâce à l'absorption des rayons lumineux par le pigment noir ; une élévation de température provoquerait une contraction des chromatophores.

On peut observer la présence de chromatophores, à la surface des flotteurs, dès l'éclosion chez les larves dont la taille est inférieure au millimètre. Les cellules sont alors peu nombreuses (4 à 6) ; au cours des différents stades larvaires, leur nombre augmente de façon importante et l'on peut compter jusqu'à 100 chromatophores à la surface des flotteurs antérieurs d'une larve du dernier stade. Cette multiplication résulte d'une division des éléments préexistants, suivie d'un accroissement de taille ; on peut noter fréquemment avant la mue ou la nymphose, la présence de chromatophores de taille supérieure à la moyenne et pourvus de deux noyaux.

À la nymphose l'appareil trachéen de la larve subit de profondes modifications. La respiration de la nymphe, dont la position dans l'eau passe de l'horizontale à la verticale, se fait par deux volumineuses cornes thoraciques d'où partent deux gros troncs trachéens longitudinaux, qui entrent en contact avec les flotteurs antérieurs et postérieurs dans la partie concave de ceux-ci. Le volume des flotteurs, dont la forme s'est modifiée au cours du développement larvaire ¹, se réduit progressivement ; leur disparition s'achève au cours du stade nymphal et les chromatophores migrent de la surface des flotteurs vers les troncs trachéens principaux autour desquels ils constituent un revêtement ; certains d'entre eux se dispersent dans le corps de l'animal, où ils sont rapidement détruits. (Il est possible que le pigment qui résulte de leur destruction soit utilisé par l'animal dont les téguments sont assez fortement pigmentés).

II. — Variations d'aspect — Adaptation chromatique.

Les chromatophores des larves ramassées dans la nature présentent généralement l'aspect d'un pavage régulier de cellules polyédriques, souvent hexagonales, jointives, au centre desquelles on peut reconnaître la présence d'un noyau clair non recouvert par le pigment.

Si on place les larves dans un cristalliseur transparent, sur un fond blanc éclairé, cet aspect subit rapidement des modifications importantes. Les chromatophores semblent se rétracter progressivement et il apparaît entre eux des espaces de plus en plus larges dépourvus de pigment. Ils gardent d'abord une forme semblable à leur forme primitive, puis les angles s'arrondissent, le contour cellulaire devient approximativement circulaire. La surface pigmentée est alors réduite d'environ dix fois, et les noyaux sont devenus invisibles. À mesure que cette concentration du pigment s'accroît, on assiste à l'apparition d'un autre phénomène ; les chromatophores qui présentaient d'abord une disposition régulière, commencent à se déplacer et se groupent en amas irréguliers qui laissent à découvert la presque totalité de la surface du flotteur. Ce stade est

1. Chez la toute jeune larve les flotteurs sont presque sphériques, ils deviennent ensuite réniformes et prennent chez la larve âgée une forme de croissant, les bords ventraux antérieurs et postérieurs se repliant l'un vers l'autre.



FIG. 37. — L'adaptation chromatique chez la larve de la Corèthre. Représentation schématique des différents stades allant de l'adaptation à un fond noir (5) à l'adaptation à un fond blanc (1).

I- et I-- : disposition des chromatophores après un séjour prolongé sur un fond blanc éclairé.

atteint en 1 à 2 heures ; si l'on transporte alors les larves sur un fond noir éclairé, on assiste au retour successif des différents stades décrits et finalement on peut observer, à nouveau, la disposition des chromatophores en un revêtement continu entourant le flotteur.

La larve de la Corèthre présente donc, en relation avec la luminosité du fond sur lequel elle se trouve placée, une véritable adaptation chromatique réversible, qui s'exerce par le jeu de chromatophores déformables et mobiles.

Les dessins schématiques et les microphotographies de la planche IX donnent une représentation des stades chromatiques les plus typiques que l'on peut observer au cours de l'adaptation au fond blanc, chez des animaux venant d'un fond noir. L'échelle choisie pour le travail expérimental qui sera exposé plus loin, comprend 5 stades, comme dans le cas de l'adaptation chromatique du Phasme ; ainsi les chiffres indiquant l'ampleur d'une réaction observée ont la même signification dans les deux cas. Le stade 5 correspond à un étalement maximum des chromatophores. Aux stades 4 et 3, les chromatophores sont encore assez étalés et gardent une forme anguleuse ; au stade 2, les contours sont nettement arrondis, le noyau n'est plus visible. Le groupement en amas commence au stade I et s'accroît encore aux stades I- et I--. Ces deux derniers aspects sont représentés en marge de l'échelle, car les animaux qui les présentent ne sont pas utilisés dans les expériences.

Les stades I- et surtout I-- ne s'observent qu'après un séjour prolongé de 24 à 48 heures sur fond blanc. A partir du stade I-- l'adaptation au fond noir se réalise lentement, et elle aboutit souvent à des images irrégulières, plages de chromatophores étalés voisinant avec des zones dépourvues de pigment où l'on observe encore, par endroits, la présence de chromatophores fortement concentrés et disposés en amas.

Dans la marge des stades définis de 1 à 5, les variations sont au contraire parfaitement réversibles et les modifications des chromatophores se font de façon à peu près synchrone sur l'ensemble du flotteur. Il semble toutefois que les chromatophores disposés sur les parties latérales de celui-ci ont tendance à se concentrer un peu plus rapidement que ceux de la partie dorsale du flotteur. La microphotographie *b*, pl. IX illustre un cas où cette différence est particulièrement sensible ; les chromatophores de la périphérie sont déjà au stade 2 alors que ceux du centre sont encore au stade 4.

La capacité que possèdent les chromatophores de la Corèthre de

pouvoir se déplacer à la surface du flotteur constitue une particularité qui les distingue des autres chromatophores. Elle ne peut être mise en doute lorsque l'on examine l'aspect présenté par les chromatophores aux stades I, I-, I--. Ces aspects incitent de plus à se demander si les mouvements d'étalement et de concentration que l'on observe représentent des mouvements du pigment seul à l'intérieur d'une cellule indéformable, ou s'ils concernent l'ensemble de la cellule qui s'apparenterait alors à une cellule amiboïde à la fois par sa mobilité et par sa capacité de déformation. Cette seconde hypothèse semble plus plausible car on ne peut imaginer comment les chromatophores des stades I- et I--pourraient s'assembler en amas aussi denses si leur forme demeurerait inchangée. L'étude histologique relatée au paragraphe suivant permet de vérifier sa validité.

III. — Structure des chromatophores.

Les chromatophores, comme l'observait *POUCHET*, sont accolés à l'hypoderme trachéen des flotteurs, dont la paroi est formée par conséquent de trois couches superposées : l'intima spiralee, l'hypoderme trachéen et la couche pigmentée. La structure est un peu différente dans la partie ventrale concave des flotteurs où les chromatophores font généralement défaut et où l'hypoderme est nettement plus épais.



FIG. 38. — Coupe transversale dans la paroi d'un flotteur aux chromatophores contractés.

Les sacs trachéens sont reliés à la paroi du corps et aux différents organes, tube digestif, muscles, glandes salivaires, par de fins tractus conjonctifs qui se terminent à la surface des cellules pigmentées ou des cellules hypodermiques.

Les chromatophores ne semblent pas constituer une véritable membrane, ils n'adhèrent fortement ni à l'hypoderme trachéen, ni les uns aux

autres, car on peut provoquer facilement, par des chocs légers, leur dispersion dans le corps de l'animal. Comme il a été dit plus haut, ce sont probablement des éléments conjonctifs qui possèdent la propriété de se déformer et de se déplacer.

L'examen de préparations histologiques effectuées à partir d'animaux de stades chromatiques différents, permet de constater que la forme des chromatophores subit des modifications importantes au cours de l'adaptation chromatique. Chez les animaux du stade I-, (fig. 38), les chromatophores présentent une coupe transversale approximativement hémisphérique, leur épaisseur est de $15\ \mu$; ils sont étroitement accolés en amas

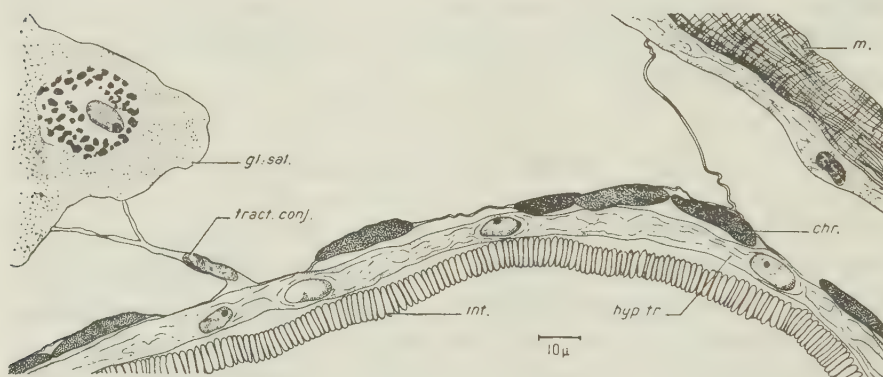


Fig. 39. — Coupe transversale dans la paroi d'un flotteur aux chromatophores assez étalés (stade 3).

chr. : chromatophore ; *int.* : intima ; *gl. sal.* : glande salivaire ; *hyp. tr.* : hypoderme trachéen ; *m.* : muscle ; *tract. conj.* : tractus conjonctif.

de 3, 5 chromatophores séparés par des zones dépourvues de pigment où l'hypoderme trachéen semble constituer le seul revêtement des flotteurs ; par endroits, cependant, la masse pigmentée de certains chromatophores semble se continuer par un très mince filament incolore qui se termine rapidement au contact de l'hypoderme. Ce filament dont l'épaisseur est inférieure au micron représente peut-être un prolongement dépourvu de pigment du chromatophore ; l'examen de coupes successives montre qu'il n'existe pas de façon continue tout autour de celui-ci.

A un stade d'étalement moyen (3) l'aspect des chromatophores est déjà bien différent. On voit sur la figure 39 que les chromatophores dont la largeur est maintenant de l'ordre de 20 à $30\ \mu$ n'ont plus qu'une épaisseur de $5\ \mu$. Leur jonction n'est pas encore complète sur l'ensemble du flotteur ; on peut observer en certains points des masses pigmentées

assez espacées reliées par de minces filaments dépourvus de pigment ; ailleurs ceux-ci font défaut.

Les images histologiques permettent donc d'affirmer que les chromatophores de la Corèthre sont des cellules amiboïdes, capables de subir des déformations importantes, pouvant d'un polyèdre fortement aplati se transformer en une masse presque sphérique, (sur les photographies des stades I, I- et I--, les chromatophores apparaissent en vue de profil comme de petits ballons posés à la surface du flotteur). Il est probable que dans l'adaptation au fond blanc, la cellule se rétracte complètement, laissant subsister seulement quelques minces filaments cytoplasmiques dont le pigment se retire. On peut remarquer sur la microphotographie *a* de la planche IX, représentant un stade 3, que les chromatophores déjà fortement rétractés demeurent souvent en liaison les uns avec les autres par de très minces ponts pigmentés reliant leurs angles. Le pigment se retire par la suite de ces minces travées qui subsistent peut-être et permettent aux chromatophores de reprendre lors de l'étalement une disposition régulière.

CHAPITRE II.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES ANTÉRIEURES

La présence de chromatophores à la surface des sacs trachéens a été observée par POUCHET dès 1873, mais ce n'est qu'en 1929 que leurs variations d'aspect en fonction de la luminosité du fond sur lequel se trouve l'animal ont été relatées pour la première fois par MARTINI et ACHUNDOW ; ces auteurs ont effectué également quelques expériences de ligature et de décapitation d'où il ressortait que l'étalement et la contraction des chromatophores n'était pas directement influencés par le facteur lumineux.

La mise en évidence du contrôle humoral de ce phénomène a pu être réalisée par TEISSIER (1947), qui, par des expériences de ligatures, a montré que l'étalement des chromatophores était commandé par une hormone d'origine céphalique ; les chromatophores des flotteurs séparés de la tête par une ligature deviennent incapables de s'adapter à un fond noir ; de plus, s'ils étaient étalés au moment de la pose de la ligature,

ils se contractent progressivement après cette intervention, et cela même s'ils sont placés sur un fond noir. La contraction représente donc un phénomène passif qui se réalise lorsque l'hormone céphalique manque dans le sang qui baigne les chromatophores. Il est probable qu'elle se détruit assez rapidement ; sa sécrétion doit se faire de façon continue en l'absence des perceptions lumineuses visuelles car les animaux dont les yeux ont été vernis ou crevés maintiennent leurs chromatophores dans un état d'étalement permanent.

C'est sur la suggestion de G. TEISSIER qu'ont été entreprises en 1948, ces recherches sur l'adaptation chromatique de la larve de la Corèthre ; elles avaient pour objectif de préciser quel était l'organe céphalique intéressé dans l'élaboration de la substance chromactive. Deux travaux expérimentaux, l'un de HADOEN et FRIZZI, l'autre de KOPENEC, ont été consacrés à l'étude du même problème ; les conclusions auxquelles aboutissent les auteurs sont dans l'ensemble identiques aux miennes, elles seront exposées en conclusion.

CHAPITRE III.

NOTIONS ANATOMIQUES SUCCINTES — RECHERCHES RELATIVES AUX GLANDES ENDOCRINES POST-CÉRÉBRALES

L'anatomie de la larve de la Corèthre a fait l'objet de quelques travaux dont les plus importants sont ceux de LEYDIG (1851), et de WEISMANN (1866). Le dessin anatomique de WEISMANN reproduit fig. 35 permet d'en observer les grandes lignes et il suffira de rendre compte ici des recherches concernant la localisation et l'innervation des glandes endocrines post-cérébrales.

Les glandes endocrines de la Corèthre n'avaient fait l'objet jusqu'à ces dernières années d'aucune étude, et la seule indication bibliographique était une observation de DOGIEL (1877), constatant l'existence chez ces Insectes d'un anneau de soutien péri-aortique. De nombreux travaux, par contre, notamment ceux de CAZAL et de POSSOMPÈS, avaient été consacrés à l'étude des formations endocrines d'autres Nématocères.

Les recherches relatives à ces organes ont été entreprises au moyen de coupes histologiques et de dissections précédées parfois de colorations

vitales au bleu de méthylène. Les difficultés rencontrées ont été assez importantes ; elles étaient dues à la petitesse de l'animal et également à l'existence de protrachées qu'il était facile de confondre avec des nerfs, à la dissection et même sur des préparations histologiques. Il n'a pas été possible d'élucider complètement quelle était la position du ganglion hypocérébral, mais l'homologation des composantes de l'anneau de soutien : *corpora allata* et glandes pérित्रachéennes a pu être faite avec l'aide de POSSOMPÈS, et il a été possible d'identifier également les cellules des *corpora cardiaca*. On verra dans la brève description qui va suivre que les interprétations présentées par MEDNIKOVA dans un travail paru entre-temps (1952) ne peuvent être retenues.

I. — Formation péri-aortique.

Comme l'indiquait DOGIEL, on peut observer à la limite du cou et du prothorax de la larve de Corèthre, l'existence d'une sorte d'anneau péri-aortique formé de deux masses réniformes accolées tangentiellement (fig. 40).

L'examen histologique permet d'y distinguer deux types cellulaires bien différents : 1° De petites cellules rondes au noyau clair pourvu d'un gros nucléole fortement coloré, groupées en deux masses arrondies dorso-latérales.

2° De grands éléments au contour irrégulier, au noyau lobulé et chromophile, disposés autour des petites cellules dans la partie médiane de l'anneau et constituant également la partie antérieure et postérieure de celui-ci (fig. 41 et 44, 5).

L'homologation de ces éléments n'offre pas de difficulté si l'on se réfère aux images histologiques correspondant aux organes endocrines des différents Diptères : Nématocères, Brachycères Orthorrhaphes, Cyclorrhaphes (POSSOMPÈS). Les petites cellules représentent des *corpora allata* pairs ; les grandes cellules correspondent aux glandes pérित्रachéennes des autres Diptères, mais au lieu d'être éloignées de l'aorte et en contact avec les *corpora allata* par leur seule extrémité postérieure comme chez le Chironome, elle les entourent déjà étroitement comme chez le *Tabanus* et les Diptères supérieurs, constituant un anneau péri-aortique presque complet. Il faut remarquer cependant que chez ces dernières espèces, les *corpora allata* sont fusionnés en une masse unique dorsale ; la Corèthre représente donc un stade nettement moins évolué.

MEDNIKOVA, qui interprète les petites cellules comme étant des *corpora allata*, pense que les grandes cellules représentent les *corpora cardiaca* ; cependant la constatation qu'elle fait de leur dégénérescence chez la puppe et l'imago, montre au contraire qu'il s'agit bien d'éléments

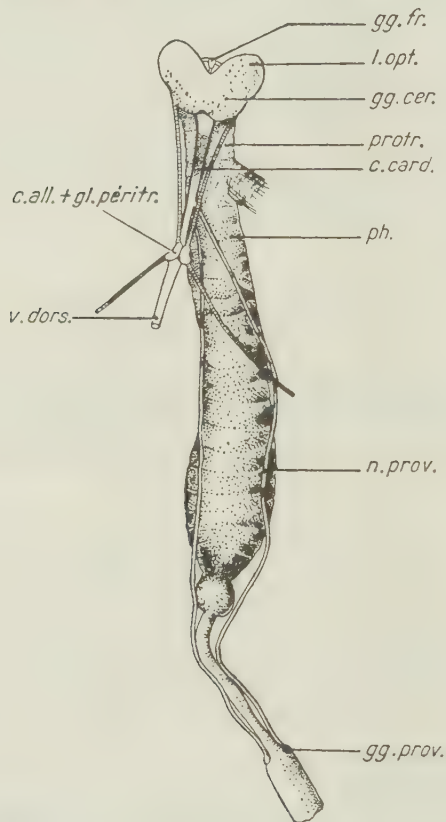


FIG. 40. — Anatomie générale : système nerveux central et sympathique, formations endocrines post-cérébrales chez la larve de la Corêthre (dessin d'après dissection).

c. all. + gl. péritr. : *corpora allata* + glande pérित्रachéenne ; *c. card.* : *corpora cardiaca* ; *gg. cér.* : ganglions cérébroïdes ; *gg. fr.* : ganglion frontal ; *gg. prov.* : ganglion proventriculaire ; *l. opt.* : lobe optique ; *n. prov.* : nerf proventriculaire ; *ph.* : pharynx ; *prothr.* : prothoracée ; *v. dors.* : vaisseau dorsal.

homologues aux glandes pérित्रachéennes des autres Diptères. Elle ne décrit pas l'existence à ce niveau d'éléments cellulaires d'un type différent et mes recherches ont également été vaines à ce point de vue. Les *corpora cardiaca* ne semblent donc pas se trouver situés au niveau de l'anneau péri-aortique ; celui-ci diffère également à ce point de vue, des complexes glandulaires du *Tabanus* et des Cyclorrhaphes, puisque



FIG. 41. — Les formations endocrines post-cérébrales de la larve de la Corèthre. Dessin d'ensemble d'une coupe longitudinale de la région céphalique. Bouin, azan.

c. all. : corpora allata ; *c. card.* : corpora cardiaca ; *conn. gg. fr.* : connectifs cérébro-frontaux ; *c.n.s.* : cellule neuro-sécrétrice ; *gg. cer.* : ganglions cérébroïdes ; *gg. fr.* : ganglion frontal ; *gl. péritr.* : glande péri-trachéenne ; *l. opt.* : lobe optique ; *m. dil. ph. a., p.* : muscles dilateurs pharyngiens antérieurs, postérieurs ; *n. card.* : nervi corporis cardiaci ; *n. rec. (?)* : nerf récurrent hypothétique ; *n. rec.* : nerf récurrent ; *Ph.* : pharynx ; *protr.* : protrachées ; *v. dors.* : vaisseau dorsal.

ceux-ci comprennent des *corpora cardiaca* ventraux, pairs chez le *Tabanus*, impairs chez les Cyclorrhaphes.

II. — *Corpora cardiaca*.

L'identification des *corpora cardiaca* revêtant une importance particulière pour le présent travail des recherches ont été faites afin de déterminer la position de ces organes. La description fournie par CAZAL des



FIG. 42. — *Corpus cardiacum* en coupe longitudinale (détail de la fig. 41).

dispositions présentées par les formations endocrines chez la nymphe du *Culex* a apporté une aide précieuse. Selon cet auteur, en effet, les *corpora cardiaca*, fusionnés en une masse impaire, et fusionnés également au ganglion hypocérébral, sont situés dans la paroi ventrale antérieure de l'aorte ; les *corpora allata* nettement distincts l'un de l'autre, se trouvent au voisinage de l'aorte, dans le prothorax, et sont entourés par de nombreuses cellules que CAZAL désigne sous le nom de cellules péricardiales, mais qui sont en réalité homologables aux éléments des glandes péri-trachéennes qui entourent également les *corpora allata* chez *Corethra* (voir POSSOMPÈS, 1953).

L'examen minutieux de coupes transversales sériées a permis de constater l'existence chez *Corethra*, comme chez *Culex*, d'un épaissement ventral aortique situé approximativement entre le cerveau et la formation glandulaire péri-aortique. On y observe la présence de nombreuses fibres nerveuses et de 10 à 20 cellules appartenant à deux types nettement distincts ; ce sont d'une part de petites cellules chromophobes aux noyaux triangulaires semblables à des noyaux gliaux, d'autre part de grandes cellules au cytoplasme abondant, fortement chromophile où l'on distingue parfois la présence d'un grain de sécrétion. Une telle structure est assez caractéristique et il semble qu'on puisse homologuer l'épaississement ventral aortique à des *corpora cardiaca*. Les figures 42 et 44, 3 donnent une représentation de ces éléments en coupe longitudinale et en coupe transversale ; il semble d'après cette dernière qu'il s'agisse plutôt de deux formations paramédianes accolées que d'une formation impaire.

III. — Innervation.

Il est presque impossible d'étudier l'innervation au moyen de la dissection, car il existe de nombreuses protrachées qui se confondent aisément avec des nerfs ; les dessins 40 et 41 figurent notamment deux de ces protrachées qui unissent le bord postérieur du cerveau à la partie antérieure de l'anneau péri-aortique (la figure 43 montre la structure histologique de ces éléments à gros noyaux au centre desquels on observe, chez la larve âgée du dernier stade, l'apparition d'un filament central basophile). Les seuls nerfs, dont l'identification paraît certaine, quittent l'aorte entre l'épaississement ventral et l'anneau péri-aortique et, divergeant rapidement, longent latéralement la paroi du tube digestif

pour aboutir au niveau du proventricule à deux petits ganglions proventriculaires (fig. 40).

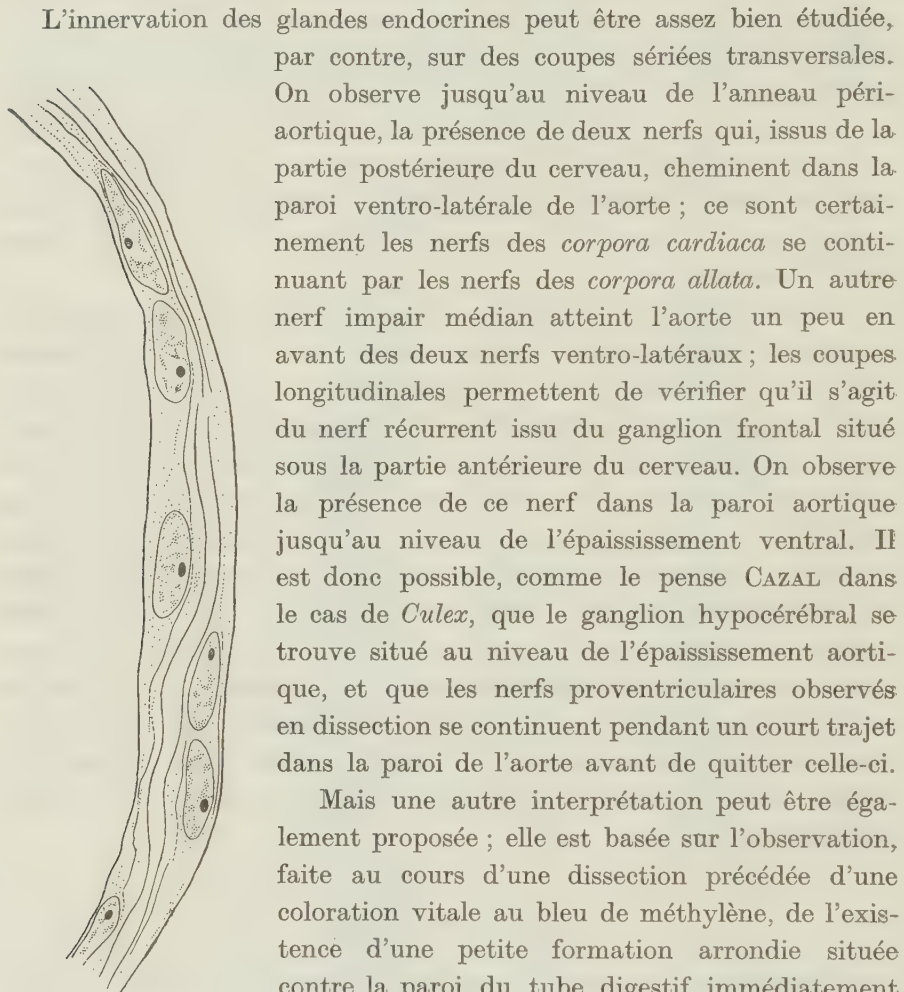


FIG. 43. — Protrachée
(détail de la fig. 41).

L'innervation des glandes endocrines peut être assez bien étudiée, par contre, sur des coupes sérieées transversales. On observe jusqu'au niveau de l'anneau péri-aortique, la présence de deux nerfs qui, issus de la partie postérieure du cerveau, cheminent dans la paroi ventro-latérale de l'aorte ; ce sont certainement les nerfs des *corpora cardiaca* se continuant par les nerfs des *corpora allata*. Un autre nerf impair médian atteint l'aorte un peu en avant des deux nerfs ventro-latéraux ; les coupes longitudinales permettent de vérifier qu'il s'agit du nerf récurrent issu du ganglion frontal situé sous la partie antérieure du cerveau. On observe la présence de ce nerf dans la paroi aortique jusqu'au niveau de l'épaississement ventral. Il est donc possible, comme le pense CAZAL dans le cas de *Culex*, que le ganglion hypocérébral se trouve situé au niveau de l'épaississement aortique, et que les nerfs proventriculaires observés en dissection se continuent pendant un court trajet dans la paroi de l'aorte avant de quitter celle-ci.

Mais une autre interprétation peut être également proposée ; elle est basée sur l'observation, faite au cours d'une dissection précédée d'une coloration vitale au bleu de méthylène, de l'existence d'une petite formation arrondie située contre la paroi du tube digestif immédiatement en arrière des dilatateurs pharyngiens postérieurs, recevant un court nerf impair (n. réc. ?, fig. 41) provenant de la paroi aortique, et d'où

semblent partir deux fins rameaux nerveux s'unissant rapidement aux nerfs proventriculaires. Il pourrait se faire que cette formation représente le ganglion hypocérébral ; dans ce cas, le nerf récurrent dont on n'observe la présence dans la paroi aortique que jusqu'en avant des *corpora cardiaca*, quitterait l'aorte à ce niveau pour se renfler contre la paroi du tube digestif en un tout petit ganglion (la figure 41 représente cette dis-

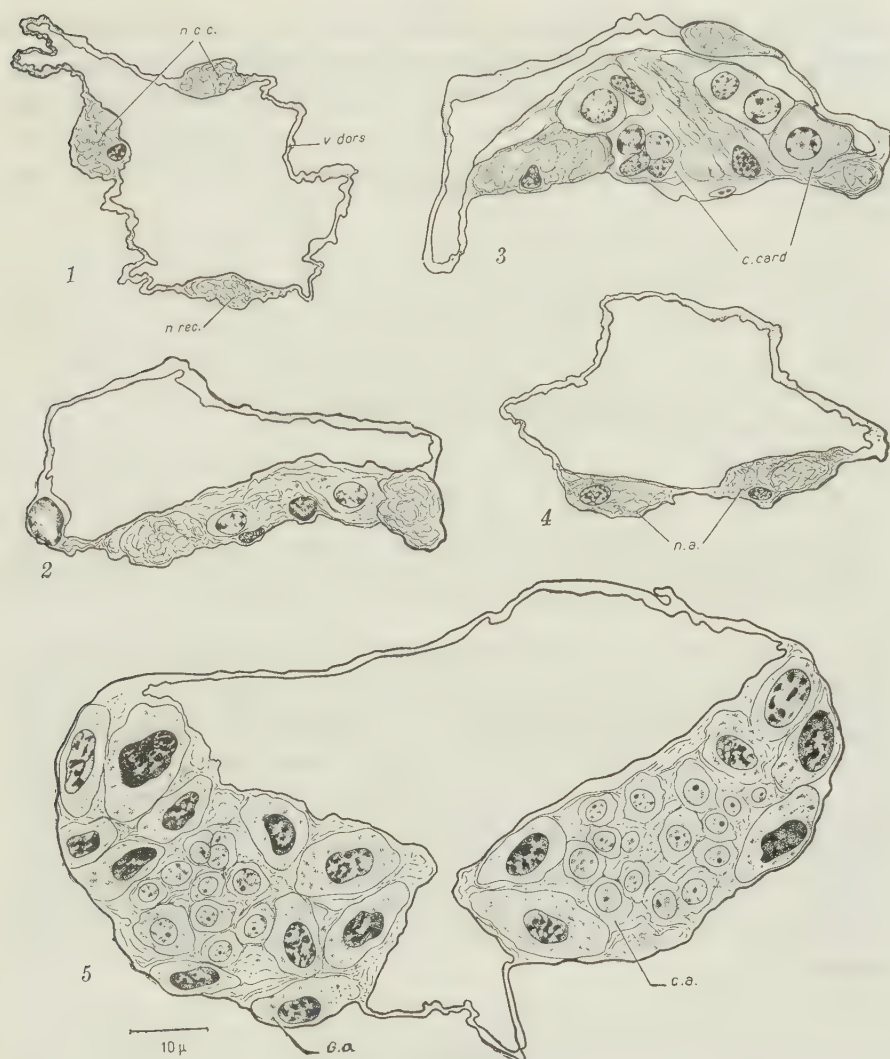


FIG. 44. — Coupes transversales du vaisseau dorsal à différents niveaux en arrière du cerveau. On peut observer en :

1 : le nerf récurrent et les nerfs des *corpora cardiaca* ; 2 et 3 : les *corpora cardiaca* (épaississement ventral de la paroi aortique) ; 4 : les nerfs des *corpora allata* ; 5 : les *corpora allata* pairs entourés des grandes cellules aux noyaux lobulés des glandes pérित्रachéennes.

Corethra plumicornis, Bouin, azan.

c. a. : *corpora allata* ; c. card. : *corpora cardiaca* ; G. p. : glande pérित्रachéenne ; n. a. : nerfs des *corpora allata* ; n. c. c. : nerfs des *corpora cardiaca* ; n. rec. : nerf récurrent ; v. dors : vaisseau dorsal.

position qui a pu être observée dans un cas sur une coupe longitudinale), les nerfs proventriculaires proviendraient de deux racines, l'une issue des *corpora cardiaca*, l'autre du ganglion hypocérébral. Une telle conception

du système nerveux sympathique ne peut être considérée actuellement comme entièrement vérifiée, elle serait cependant assez conforme aux dispositions décrites par POSSOMPÈS chez la Tipule et le Chironome, où le ganglion hypocérébral est situé contre la paroi œsophagienne et où les nerfs proventriculaires reçoivent un rameau nerveux issu des *corpora cardiaca*.

CHAPITRE IV.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

I. — Matériel.

Les animaux utilisés sont des larves du 5^e ou dernier stade, dont la taille est d'environ 1 cm de longueur sur 1 mm d'épaisseur.

On peut les trouver en abondance dans de nombreuses mares, de septembre à juin, en raison de la longue diapause hivernale qui se produit au dernier stade larvaire. L'apparition des premières chaleurs (juin, juillet) déclenche la nymphose, rapidement suivie de la mue imaginale. Le matériel est assez rare pendant les mois d'été, où on trouve essentiellement des nymphes et des jeunes larves. Il semble qu'il existe chez ces Insectes deux types de développement assez différents : un développement hivernal lent avec diapause et un développement estival rapide dans lequel la diapause est supprimée. Les larves issues des œufs pondus au début de l'été se transforment en imago et pondent dès la fin de l'été ; les larves écloses à partir de leurs œufs, atteignent le dernier stade larvaire au moment des premiers froids, entrent en diapause et n'achèvent leur développement qu'au printemps suivant.

II. — Techniques utilisées.

La taille extrêmement petite et la grande fragilité de la larve de la Corèthre rend impossible toute ablation d'organe ; les expériences réalisées ont consisté en ligatures et injections, ces dernières présentant d'ailleurs des difficultés assez considérables.

A. — LIGATURES.

Les ligatures se font au moyen d'un cheveu fin, l'animal étant placé à sec sur une lame de verre. Elles ne gênent pas l'animal qui remis dans

l'eau continue à se mouvoir normalement. Il est particulièrement commode de poser une ligature entre la tête et le prothorax, séparés par un assez long cou.

B. — INJECTIONS D'EXTRAITS.

TECHNIQUE D'INJECTION. — Les injections sont faites au moyen de très fines aiguilles de verre fixées à la cire sur des aiguilles à injections métalliques, ce qui permet de les enlever et de les remettre aisément sur la seringue. Les seringues utilisées sont des seringues à piston métallique, qui permettent d'exercer une forte pression, nécessaire d'une part pour vaincre la force capillaire, d'autre part pour faire pénétrer le liquide à injecter dans l'animal. La difficulté de ces injections réside en effet dans la très grande turgescence des larves qui s'oppose à la pénétration du liquide à injecter. De plus, il faut éviter que l'orifice d'injection soit trop grand car dans ce cas l'animal se vide de son sang et meurt rapidement.

Les quantités injectées sont de l'ordre d' $1/2 \text{ mm}^3$. Elles sont mesurées dans l'aiguille capillaire qui est rechargée à nouveau lors de chaque injection. L'aiguille métallique et la seringue demeurent remplies d'air, car il est impossible, étant donné la petitesse des organes utilisés pour les extraits et les quantités de liquide injectées, de préparer des extraits d'un volume suffisant pour remplir l'aiguille et la seringue. Le calibrage de l'aiguille capillaire se fait en mesurant son diamètre intérieur au microscope à l'aide d'un micromètre oculaire ; cette mesure ne peut être évidemment qu'approximative.

Pour procéder à l'injection, l'animal est retiré de l'eau, déposé sur une lame de verre et soigneusement essoré, ce qui réduit considérablement sa motilité. L'injection comporte deux temps. Le premier temps s'effectue sous le binoculaire ; la main gauche maintient l'animal au moyen d'une pince aux extrémités arrondies, tandis que la main droite tient la seringue et effectue la piqûre au niveau de la membrane articulaire des segments 5 et 6. Une fois l'aiguille introduite, la main gauche lâche l'animal et on passe au second temps. L'animal qui est maintenu de façon suffisante par l'aiguille de verre, est retiré de sous le binoculaire par la main droite qui continue à tenir la seringue ; la main gauche exerce alors une lente pression sur le piston. Le déplacement du liquide doit être surveillé attentivement afin d'éviter toute injection d'air ; dès que la quantité correspondant aux repères du tube capillaire a pénétré dans l'animal, celui-ci est déposé délicatement sur du papier joseph ; la main gauche reprend les pinces et le maintient légèrement pendant que la main droite retire l'aiguille. Sitôt ceci terminé, l'animal est enlevé au moyen d'un fin pinceau humide et remis dans l'eau. Dans 60/100 des cas environ,

l'injection peut s'effectuer selon cette technique, sans perte de liquide ni introduction d'air. Lorsque ces accidents se produisent, l'animal est sacrifié car une réaction chromatique se manifestant dans ces conditions peut provenir aussi bien du traumatisme accompagnant l'injection que de l'extrait injecté.

On ne peut disposer avec la Corèthre, comme c'était le cas pour le Phasme, d'un animal test incapable de s'assombrir spontanément ; il faudrait pour cela pouvoir faire l'ablation du cerveau, ce qui est impossible, ou utiliser des animaux ligaturés, ce qui comporte de graves inconvénients car la turgescence est encore augmentée. L'anesthésie à l'éther réduit considérablement la turgescence mais ne peut être pratiquée car elle provoque une réaction d'étalement des chromatophores.

RÉACTIONS OBTENUES. — Les injections sont faites sur des animaux placés depuis 1 à 2 heures sur un fond blanc éclairé et dont les chromatophores se trouvent au stade 1 ou 2. A ce stade le pigment est fortement concentré, mais les chromatophores gardent encore une disposition régulière. Un extrait fortement actif provoque de un quart d'heure à une demie heure après l'injection, la vitesse de la réaction variant avec la température ambiante, un étalement maximum des chromatophores, qui reprennent l'aspect d'un pavage de cellules polyédriques jointives (5). Lorsque l'activité de l'extrait est plus faible, on peut observer un étalement assez fort ou modéré des chromatophores (4 ou 3). Un passage du stade 1 au stade 2 est considéré comme non significatif car il peut résulter d'un traumatisme léger. Comme précédemment la réaction à un extrait donné est exprimée dans le texte par un indice correspondant à la valeur moyenne des réponses obtenues. Ces indices ont la même signification dans les deux cas, puisque le nombre de stades choisis est de 5 pour la Corèthre comme pour le Phasme.

PRÉPARATION DES EXTRAITS — CONCENTRATION. — Les extraits, effectués le plus souvent à partir des organes de très petite taille de la Corèthre, sont préparés dans des lames creuses, où ils sont broyés au moyen d'une petite baguette de verre à l'extrémité finement étirée à la flamme et arrondie en forme de pilon ; ils sont laissés à macérer au contact d'une solution de Ringer dont le volume est généralement d'1/100 de cc. ce qui donne pour un extrait préparé à partir de 10 organes une dose injectée par individu approximativement égale à 1/2. L'ébullition et la centrifugation des extraits se fait dans de petites ampoules de verre scellées.

CHAPITRE V.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

I. — Identification des organes intéressés dans l'élaboration
de la substance chromactive.A. — ACTIVITÉ DES EXTRAITS DE DIFFÉRENTS ORGANES NERVEUX
ET GLANDULAIRES.

L'activité de différents organes nerveux et glandulaires de la Corèthre a été testée par des injections de leurs extraits. Comme l'indique le tableau ci-après, on décèle la présence de substance chromactive dans le cerveau et les ganglions ventraux ; l'activité de ces derniers paraît cependant moindre, car la valeur moyenne des réactions pour une dose forte égale à 1/3 d'organe n'est que de 4,2 alors qu'avec les extraits cérébraux elle est de 4,8, donc presque maximale. Si l'on compare à des dilutions plus fortes l'activité du cerveau et des ganglions ventraux, on constate qu'il en est bien ainsi. Pour une dose égale à 1/30 la valeur moyenne des réactions obtenues est encore de 4,7 avec le cerveau, elle est déjà pratiquement nulle avec les extraits de ganglions ventraux. La concentration de la substance chromactive au niveau du cerveau est certainement très forte, car une dose égale à 1/100 provoque encore une réaction presque maximale.

Tableau XIX. — ACTIVITÉ DES EXTRAITS DE DIFFÉRENTS ORGANES NERVEUX
ET GLANDULAIRES.

Organe utilisé	Fraction d'organe injectée	Réaction chromatique moyenne
Injection témoin (extrait musculaire)		1,2
Anneau péri-aortique (<i>corpora allata</i> + glande pérित्रachéenne)	1/3	1,6
<i>Corpora cardiaca</i>	1/3	3,8
Lobes optiques	1/3	3
Cerveau	1/3	4,8
Ganglions ventraux	1/3	4,2

Tableau XX. — ACTIVITÉ COMPARÉE DU CERVEAU ET DES GANGLIONS VENTRAUX.

Organe utilisé	Fraction d'organe injectée	Réaction chromatique moyenne
Cerveau	1/3	4,8
	1/30	4,7
	1/100	4,1
Ganglions ventraux	1/3	4,2
	1/30	1,5

L'anneau péri-aortique qui représente les glandes pérित्रachéennes et les *corpora allata* est totalement dépourvu d'activité.

Les extraits de lobes optiques donnent parfois une réaction moyenne, mais on ne peut attribuer une grande importance à ce résultat car ils sont intimement fusionnés au cerveau et il est possible qu'un fragment de celui-ci soit prélevé dans certains cas en même temps que le lobe optique.

Le fragment aortique qui représente les *corpora cardiaca* semble contenir une substance chromactive ; la valeur moyenne des réactions obtenues est de 3,8, donc nettement moindre qu'avec les extraits cérébraux ou avec les extraits des ganglions ventraux. Il se pourrait fort bien que, comme dans le cas du Phasme, les *corpora cardiaca* contiennent, chez la Corèthre, une substance différente de la substance cérébrale, dont l'action sur les pigments ne serait que moyenne.

B. — LA SUBSTANCE CÉRÉBRALE AGIT DIRECTEMENT SUR LES CHROMATOPHORES.

Il était intéressant de voir, comme précédemment, si la substance cérébrale agissait directement sur les chromatophores ou si son action n'était que secondaire et consistait en l'activation d'une formation glandulaire sécrétant l'hormone pigmentaire. L'activité des extraits cérébraux a donc été testée sur les chromatophores postérieurs d'animaux ligaturés. Les résultats obtenus montrent qu'il s'agit d'une action directe. La réaction moyenne obtenue sur 9 animaux ligaturés à la suite de l'injection d'une dose égale à 1/100 de cerveau a été de 4.

C. — L'ACTIVITÉ DES EXTRAITS CÉRÉBRAUX EST FONCTION DE L'ÉTAT CHROMATIQUE DU DONNEUR.

Si l'on compare, pour des concentrations fortes et pour des concentrations faibles, l'activité des extraits cérébraux effectués à partir d'animaux en adaptation au fond noir et à partir d'animaux aux chromatophores fortement contractés, on constate que chez ces derniers le cerveau contient des quantités nettement plus importantes de substance chromactive.

Tableau XXI. — ACTIVITÉ DES EXTRAITS CÉRÉBRAUX EN FONCTION DE L'ÉTAT CHROMATIQUE DU DONNEUR.

État chromatique du donneur	Fraction d'organe injectée	Réaction chromatique moyenne
5	1/4	4,5
	1/100	3,7
1--	1/4	5
	1/100	4,3

La réaction obtenue avec le 1/100 du cerveau d'un animal clair est presque aussi forte que celle que l'on obtient avec le quart du cerveau d'un animal aux chromatophores étalés.

Ceci indique qu'à la lumière la substance chromactive est stockée dans le cerveau en quantité importante et que seule sa libération est inhibée.

D. — ACTIVITÉ DE DIFFÉRENTS ORGANES DU PHASME SUR LES CHROMATOPHORES DE LA CORÈTHRE.

Si l'on teste sur la Corèthre l'activité des différents organes nerveux et glandulaires du Phasme, les réponses obtenues sont exactement les mêmes que chez le Phasme : inactivité complète du ganglion frontal, des *corpora allata*, des lobes optiques ; activité maximale du cerveau, dont une fraction égale à 1/1000 provoque encore une réaction maximale des chromatophores de la Corèthre ; activité forte des ganglions ventraux, qui disparaît rapidement avec la dilution, 1/200 de ganglion étant déjà totalement inactif.

Tableau XXII. — ACTIVITÉ DES DIFFÉRENTS ORGANES DU PHASME SUR LES CHROMATOPHORES DE LA CORÈTHRE.

Organe utilisé	Fraction d'organe injectée	Réaction chromatique moyenne
Ganglion frontal	1/20	1,4
<i>Corpora allata</i>	1/10	1
<i>Corpora cardiaca</i>	1/10 ou 1/20	4
	1/40	3
	1/200	2,3
	1/1000	1
Lobes optiques	1/20	2,5
Cerveau	1/10	5
	1/40	5
	1/200	4,8
	1/1000	4,5
Ganglions ventraux	1/10	4,7
	1/200	2,3

En ce qui concerne les *corpora cardiaca*, l'activité est assez forte pour une dose d'1/10 à 1/20 (réaction moyenne : 4), mais moindre néanmoins que celle du cerveau (réaction moyenne : 5) ou des ganglions ventraux (réaction moyenne : 4,7). Pour une dose plus faible la différence est tout à fait nette, le 1/40 d'un extrait des *corpora cardiaca* provoque une réaction d'une valeur moyenne de 3. Les pigments de la Corèthre comme ceux du Phasme, sont donc capables de réagir à deux substances différentes : la substance cérébrale et la substance des *corpora cardiaca*, et les modalités de réactions à ces deux substances sont différentes dans l'un comme dans l'autre cas.

II. — Libération d'hormone au niveau des ganglions ventraux.

Nous avons vu que les expériences d'injections d'extraits révèlent la présence dans les ganglions ventraux de faibles quantités de substance chromactive. Il est donc probable qu'une libération d'hormone pigmentaire peut se faire dans une certaine mesure à partir de la chaîne nerveuse ventrale ; on peut observer, en effet, si l'on réalise une ligature ou si l'on sectionne le corps d'animaux aux chromatophores contractés, que ces interventions sont suivies d'un étalement modéré et transitoire des chro-

matophores de la partie postérieure du corps, qui laisse place ensuite à la contraction caractéristique des chromatophores isolés de la région céphalique.

III. — La contraction des chromatophores est bien un phénomène passif.

Nous venons de voir que l'étalement des chromatophores est commandé par une substance sécrétée essentiellement dans le cerveau, ce qui explique que les chromatophores d'un animal adapté au fond blanc ne peuvent plus, s'ils sont séparés de la région céphalique par une ligature, s'étaler en réponse à un fond noir. En ce qui concerne le phénomène inverse de contraction des chromatophores, il semble au contraire, comme l'indiquait TEISSIER, qu'il se produise indépendamment de toutes relations humérales avec la région céphalique, et ne constitue pas une réponse directe de la cellule pigmentaire aux conditions d'éclairement ; en effet si un animal vivant sur un fond noir et présentant une adaptation à ce fond est ligaturé entre les flotteurs antérieurs et postérieurs, on peut observer que les chromatophores des flotteurs antérieurs demeurent normalement étalés alors que ceux des flotteurs postérieurs se contractent progressivement et atteignent au bout d'un certain temps un état de contraction extrême (TEISSIER, 1947). Il semble donc bien que le stade de contraction représente un état de repos du chromatophore, qu'il atteigne par des transformations progressives qui se déclenchent en l'absence de l'hormone d'étalement.

Pour tenter de vérifier cette conception, des sacs trachéens aux chromatophores étalés ont été isolés dans du liquide physiologique. Il est difficile de sortir complètement les flotteurs du corps de l'animal, sans léser leur paroi et détruire par conséquent les chromatophores, en raison de l'existence de fins tractus conjonctifs qui relient les flotteurs à différents organes. L'isolement a donc été fait seulement sur de fins tronçons du corps contenant les flotteurs ; ceux-ci ont été disposés dans une lame creuse contenant une petite quantité de liquide de Ringer.

Il n'a pas été possible d'observer dans la totalité des cas une contraction de ces chromatophores isolés du corps, mais ces échecs proviennent probablement d'une lésion opératoire ou d'une mauvaise oxygénation du milieu. Dans 50/100 des cas au moins, une contraction notable a pu être constatée, parfois dès la 4^e heure, le plus souvent à la

7^e heure (tableau 44) ; il semble donc que la contraction des chromatophores se produise de façon passive en l'absence de toute hormone.

Signalons qu'une expérience du même type effectuée par HADORN et FRIZZI conduit ces auteurs à remarquer que le temps nécessaire à la contraction est beaucoup plus grand lorsque les flotteurs sont isolés du corps que lors d'une ligature. Selon ces auteurs cette différence devrait être expliquée par l'existence d'un contrôle nerveux des mouvements des chromatophores, se superposant au contrôle humoral.

IV. — Conclusion.

Bien que les chromatophores de la Corèthre diffèrent profondément par leur structure et les modalités de leur migration pigmentaire, des cellules hypodermiques des Phasmides, ils présentent un parallélisme frappant avec celles-ci, en ce qui concerne les mécanismes qui les commandent.

Dans les deux cas les variations qui aboutissent à un assombrissements des animaux : étalement chez la Corèthre, migration proximale chez le Phasme, sont sous le contrôle d'une hormone élaborée dans le système nerveux central, présente en grande quantité dans le cerveau, en quantité nettement moindre dans les ganglions de la chaîne nerveuse ventrale, qui peuvent, en réponse à certaines excitations, en libérer de petites quantités.

Dans l'un comme dans l'autre cas, le déficit d'hormone entraîne le maintien en permanence du stade le plus clair.

Enfin, chez la Corèthre, les *corpora cardiaca* contiennent également une substance pigmentaire qui semble influencer les chromatophores d'une façon un peu différente, provoquant un étalement moins prononcé que la substance du système nerveux central.

Les recherches de KOPENEC et surtout d'HADORN et FRIZZI ont conduit à des résultats similaires au moyen de méthodes différentes : implantations d'organes (HADORN et FRIZZI), additions d'extraits au liquide dans lequel étaient gardés les animaux (KOPENEC). L'étalement des chromatophores a été obtenu par KOPENEC aussi bien avec des extraits céphaliques qu'avec des extraits du reste du corps, par HADORN et FRIZZI au moyen d'implantations du cerveau et du ganglion sous-œsophagien la réaction étant moins forte avec ce dernier organe.

TROISIÈME PARTIE

ACTIVITÉ RÉCIPROQUE DES SUBSTANCES CHROMACTIVES
DES INVERTÉBRÉS ET DES VERTÉBRÉS
CARACTÉRISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES

CHAPITRE PREMIER.

LES SUBSTANCES CHROMACTIVES DES INSECTES

I. — Les substances chromactives des Phasmides et de la Corèthre.

Les mécanismes qui régissent les phénomènes d'adaptation chromatique des Phasmides et de la larve de Corèthre présentent une profonde ressemblance ; il est intéressant de rechercher maintenant, si les substances mises en jeu par ces Insectes, sont identiques ou s'apparentent, tout au moins, par leur activité réciproque.

L'activité d'extraits du cerveau et des *corpora cardiaca* du Phasme, *Carausius morosus*, a été testée sur les larves de la Corèthre (pp. 223-4) ; l'activité de têtes entières de Corèthre a été testée sur le Phasme.

Tableau XXIII. — ACTIVITÉ RÉCIPROQUE DES SUBSTANCES CHROMACTIVES
DU PHASME ET DE LA LARVE DE CORÈTHRE.

Effecteur	Donneur	Organe utilisé	Fraction d'organe injectée	Réaction chromatique moyenne
Phasme	Corèthre	tête	1	4,4
Corèthre	Phasme	cerveau	1/40 1/200	5 4,8
		<i>corpora cardiaca</i>	1/40 1/200	3 2,3

Comme l'indique le tableau ci-dessus, les extraits céphaliques de la Corèthre sont fortement actifs sur les pigments du Phasme.

Une dose injectée équivalant à une tête de Corèthre provoque une réaction d'une valeur moyenne de 4,4. Cette dose est cependant extrêmement faible puisque le rapport pondéral de ces deux Insectes est approximativement égal à 1/250 (le poids d'un Phasme adulte est d'environ 1 g, celui d'une larve de Corèthre de 4 mg).

Réciproquement, les extraits chromactifs du Phasme sont actifs sur les chromatophores de la Corèthre. Les extraits cérébraux provoquent un étalement complet des chromatophores ; les extraits de *corpora cardiaca* influent également sur ceux-ci, mais la réaction qu'ils suscitent est d'une ampleur plus faible.

Pour une dose injectée égale à 1/40, dose que l'on peut considérer comme assez forte, étant donné le rapport pondéral des deux Insectes, les extraits cérébraux provoquent une réaction d'une valeur moyenne de 5, alors que les extraits des *corpora cardiaca* induisent une réaction dont la valeur moyenne n'est que de 3.

Les modalités d'action des extraits cérébraux et des extraits des *corpora cardiaca* du Phasme sur les chromatophores de la Corèthre sont intéressantes car elles correspondent aux modalités d'action, vis-à-vis de ces mêmes effecteurs, des extraits du cerveau et des *corpora cardiaca* de la Corèthre ; elles rappellent, par ailleurs, les modalités d'action de ces mêmes extraits vis-à-vis des pigments des Phasmides.

L'activité réciproque et la similitude des modalités d'action des deux substances chromactives du Phasme et de la Corèthre, contenues respectivement dans le cerveau et les *corpora cardiaca*, permettent de considérer comme plausible l'hypothèse de l'identité interspécifique de chacune d'entre elles.

II. — Présence de substance chromactive chez différentes espèces d'Insectes.

Les recherches d'HANSTRÖM (1936-1940) ont mis en évidence la présence, chez de nombreuses espèces d'Insectes, mais non chez toutes, d'une substance fortement active sur les chromatophores des Crustacés, dont la localisation dans les *corpora cardiaca*, a pu être précisée ultérieurement par BROWN et MEGLITSCH (1940) et THOMSEN (1943). Nous avons vu plus haut que la substance chromactive des *corpora cardiaca* des Phasmides n'est pas identique à la substance cérébrale mais dérive peut-être de cette dernière ; il est donc intéressant de rechercher si la substance cérébrale se trouve également chez de nombreuses espèces d'Insectes,

voir chez toutes, et si la présence de la substance des *corpora cardiaca* est toujours liée à la sienne.

Pour ce faire, l'activité des extraits cérébraux et des extraits des *corpora cardiaca* de différentes espèces d'Insectes a été testée d'une part sur les pigments du Phasme, d'autre part sur les chromatophores de la Corèthre.

Les deux tableaux ci-contre rendent compte des résultats de ces expériences et permettent de tirer les conclusions suivantes :

La présence d'une substance chromactive, dans les *corpora cardiaca*, s'accompagne, chez toutes les espèces examinées, de la présence d'une substance chromactive dans le cerveau ; ceci constitue dans une certaine mesure une confirmation de l'hypothèse de l'origine de la première à partir de la seconde. De plus chez certaines espèces la substance cérébrale seule est présente (*Notonecta glauca*).

Il existe également des espèces (*Dytiscus*, *Galleria*, *Calliphora*¹), qui ne contiennent ni l'une ni l'autre de ces substances. Il est probable que les substances chromactives interviennent dans la régulation d'un phénomène autre que l'adaptation chromatique puisqu'elles existent chez de nombreuses espèces dépourvues de changement de couleur physiologique² ; ce phénomène ne peut être, néanmoins, un phénomène

Tableau XXIV. — PRÉSENCE DE SUBSTANCE CHROMACTIVE CHEZ DIFFÉRENTES ESPÈCES D'INSECTES. 1^o EFFECTEUR UTILISÉ : PIGMENTS HYPODERMIQUES DU PHASME.

Espèce du donneur	Organe utilisé	Fraction d'organe injectée	Réaction chromatique moyenne
<i>Blabera fusca</i>	Cerveau	1/2	4,9
	Ganglion sous-œsophagien	1/2	4,9
	<i>Corpora cardiaca</i>	1/2	3,7
<i>Gryllus campestris</i>	Cerveau	1/2	2,3
	Ganglion sous-œsophagien	1/2	2,1
	<i>Corpora cardiaca</i>	1/2	1,5

1. HADORN, testant l'activité du cerveau et de l'anneau de Weismann de *Calliphora*, vis-à-vis des chromatophores de la Corèthre n'a pu déceler aucune activité.

2. La présence de la substance cérébrale s'observe chez les Phasmides, aussi bien chez les animaux noirs et bruns présentant des changements de coloration périodiques, que chez les animaux verts dépourvus de variations chromatiques nyctémérales.

fondamental, propre à l'ensemble des Insectes, puisque certaines espèces sont totalement dépourvues de ces substances ¹.

Signalons enfin que chez la Blatte *Blaberus fuscus*, la présence d'une substance, probablement identique à la substance cérébrale, peut être décelée dans le ganglion sous-œsophagien ; la répartition est donc identique à celle de la substance du système nerveux central du Phasme. Chez *Gryllus*, ni le cerveau, ni le ganglion sous-œsophagien ne contiennent de substance chromactive.

Tableau XXV. — PRÉSENCE DE SUBSTANCE CHROMACTIVE CHEZ DIFFÉRENTES ESPÈCES D'INSECTES. 2° EFFECTEUR UTILISÉ : CHROMATOPHORES DE LA CORÈTHRE.

Espèce du donneur — Organe utilisé	Fraction d'organe injectée	Réaction chromatique moyenne
<i>Blatta orientalis</i> :		
Cerveau	1/40	4,6
<i>Corpora cardiaca</i>	1/40	5
<i>Tettigonia viridissima</i> :		
Cerveau	1/20	3,8
<i>Corpora cardiaca</i>	1/20	4,5
<i>Notonecta glauca</i> :		
Cerveau	1/2	4,2
<i>Corpora cardiaca</i>	1/2	2
<i>Dytiscus marginalis</i> :		
Cerveau	1/20	2
<i>Corpora cardiaca</i>	1/20	2,6
<i>Galleria melonella</i> :		
Cerveau	1/4	2,4
<i>Culex apicalis</i> :		
Cerveau	1/20	4,7
<i>Calliphora erythrocephala</i> :		
Cerveau	1/2	1,7
Anneau de Weismann	1/2	1,7

1. Selon HANSTRÖM, les substances chromactives sont absentes chez divers représentants des ordres suivants : Thysanoures, Odonates, Dermaptères, Lépidoptères.

CHAPITRE II.

ACTIVITÉ RÉCIPROQUE DES SUBSTANCES CHROMACTIVES DES CRUSTACÉS ET DES INSECTES

Les expériences qui vont être rapportées ici consistent en injections réciproques d'extraits chromactifs d'Insectes à des Crustacés divers, d'extraits de différents organes de Crustacés d'espèces variées à des Insectes. Elles ont été entreprises afin de rechercher s'il était possible, en se basant sur l'existence d'une véritable activité réciproque, de proposer l'identification de certaines substances chromactives de ces deux classes.

I. — Action des substances chromactives des Insectes vis-a-vis des pigments de différents Crustacés.

A. — LEANDER SERRATUS.

1. — Action sur les chromatophores.

Comme il a été brièvement signalé plus haut, la substance de la région céphalique des Insectes provoquant la contraction des chromatophores colorés de *Leander adpersus*, a pu être localisée par THOMSEN dans les *corpora cardiaca* mais non dans le cerveau. Ce résultat était d'une importance particulière pour ce travail, car il confirmait l'hypothèse d'une différence de nature existant entre les substances chromactives de ces deux organes.

Quelques expériences d'injections d'extraits de *corpora cardiaca* et d'extraits cérébraux effectuées sur *Leander serratus* ont été faites afin de vérifier si réellement la substance cérébrale des Phasmides était dépourvue de toute activité vis-à-vis des chromatophores de *Leander*.

La substance des *corpora cardiaca* est très fortement active sur l'ensemble des chromatophores colorés, jaunes et rouges de *Leander*, dont elle provoque la contraction immédiate et complète¹. La réaction est tellement intense qu'une grande quantité de pigment bleu diffuse hors des

1. Mais elle est dépourvue d'effet vis-à-vis des chromatophores blancs.

Tableau XXVI. — ACTIVITÉ DES EXTRAITS D'INSECTES VIS-A-VIS
DES CHROMATOPHORES SOMBRES DE *Leander serratus*.

Organe utilisé	Nombre d'animaux injectés	Fraction d'organe injectée	Réaction chromatique
Cerveau	10	1/2	nulle
	13	2	nulle
	12	4	nulle
Ganglion sous-œsophagien	4	2	nulle
	4	4	nulle
	2	10	nulle
Ganglions ventraux	6	2	nulle
	6	10	nulle
<i>Corpora cardiaca</i>	2	1/10	contraction maximale
	26	1/2	contraction maximale
<i>Corpora allata</i>	4	2	nulle
Ganglion frontal	2	2	nulle

chromatophores. Les Crevettes injectées, préalablement privées de leurs pédoncules oculaires, sont d'une coloration brune assez foncée ; immédiatement après l'injection, en 3 à 5 minutes, elles deviennent extrêmement claires et prennent une teinte bleu ciel, qui résulte d'une diffusion de pigment bleu hors des chromatophores lors d'une contraction brutale ; la teinte bleue s'estompe progressivement et laisse bientôt les animaux complètement transparents. La réaction persiste généralement pendant une à deux heures, même lorsque les doses injectées sont assez faibles (1/10 de paire de *corpora cardiaca*). C'est une réaction typique, identique à celle que l'on obtient avec les extraits de pédoncules oculaires.

La substance du système nerveux central des Insectes ne provoque aucune réaction de ce genre et il n'a pas été possible, même en utilisant des doses fortes (4 organes injectés) d'extraits du cerveau, du ganglion

sous-œsophagien ou de ganglions ventraux, d'observer la moindre réaction de contraction des chromatophores colorés.

La substance cérébrale est également dépourvue d'activité vis-à-vis des grands chromatophores blancs de *Leander* dont la commande est indépendante de celle des chromatophores colorés (KNOWLES). De plus, ce n'est pas un facteur capable de provoquer la réaction inverse d'étalement de ces derniers, comme le fait la substance B présente dans les organes post-commissuraux de ces animaux (KNOWLES, 1953, 1955). Des injections d'extraits cérébraux effectuées sur des animaux transparents, en adaptation à un fond blanc éclairé, n'ont provoqué aucune réaction d'assombrissement.

Des expériences de micro-électrophorèse sur papier, effectuées en collaboration avec KNOWLES et CARLISLE, entreprises pour tenter d'isoler et de comparer les substances chromactives présentes dans différents organes de Crustacés et d'Insectes, ont apporté une confirmation à l'hypothèse d'une identité existant entre la substance des *corpora cardiaca* des Insectes et une substance contenue dans la glande du sinus et les organes post-commissuraux de *Leander* ; elles ont confirmé, par ailleurs, la différence de nature existant entre la substance des *corpora cardiaca* et la substance du cerveau du Phasme, qui occupent des positions différentes après électrophorèse.

Les organes, rapidement disséqués, étaient broyés et laissés à macérer pendant 10 minutes environ dans une faible quantité d'eau distillée (1/10 cc) qui était ensuite déposée, goutte à goutte, au centre du papier devant servir à l'électrophorèse, à égale distance des deux électrodes (papier Whatman n° 1, d'une largeur de 3 cm). Les électrophorèses ont été réalisées le plus souvent dans les conditions suivantes : solution tampon phosphates de pH 7, 4 à 7, 8 ; ddp : 400 V ; i : 2, 4 mA ; température : 18-20° C. Un second papier de contrôle a été fréquemment utilisé, sur lequel était déposée une petite quantité de LD-Leucine, dont la migration, contrôlée par une coloration à la ninhydrine, permettait de vérifier d'une expérience à l'autre, la constance des conditions expérimentales. Après électrophorèse, le papier était séché, puis partagé en 10 ou 11 portions, à partir desquelles étaient effectués les éluats qui étaient ensuite testés sur les animaux, pour la détection des bandes chromactives.

Il suffira de rapporter brièvement ici l'essentiel de ces expériences puisqu'elles font partie d'un travail d'équipe.

En ce qui concerne le sujet de la présente étude, le résultat essentiel qui a pu être obtenu, a été la mise en évidence, dans les *corpora cardiaca* de *Carausius* et dans la glande du sinus et les organes post-commissuraux de *Leander*, d'une substance A apparemment identique, qui, dans les

conditions utilisées, se déplaçait de façon constante de 1/2 à 3 cm de la ligne d'origine en direction de la cathode et provoquait une concentration énergique des pigments rouges des grands et petits chromatophores de *Leander*. La position occupée après électrophorèse par la substance A des *corpora cardiaca* était nettement différente de celle d'une substance C, présente dans les extraits cérébraux du Phasme, et provoquant l'assombrissement de celui-ci, qui se maintenait toujours, après des électrophorèses réalisées dans les mêmes conditions et souvent simultanément, aux alentours immédiats du point de déposition de l'extrait, de part et d'autre de celui-ci. Cette différence de position confirmait donc bien qu'il s'agissait de deux substances différentes.

2. — Action sur les pigments oculaires.

On sait que les migrations des pigments oculaires des Crustacés sont sous un contrôle humoral exercé par une substance provenant de la glande du sinus tout comme les substances régissant les mouvements des pigments des chromatophores. L'activité des substances chromactives du Phasme vis-à-vis des pigments oculaires de *Leander*, a été testée sur des animaux maintenus en chambre obscure. Les injections témoins d'extraits de pédoncule oculaire ont montré une réaction d'éclaircissement de l'œil extrêmement nette avec passage du noir au gris clair ; les extraits cérébraux et les extraits des *corpora cardiaca* se sont montrés, au contraire, dépourvus de toute activité. La glande du sinus de *Leander* contient donc une substance qui agit sur les chromatophores de la même manière que la substance des *corpora cardiaca*, mais possède en outre une substance active sur les pigments de l'œil qui n'existe pas dans les *corpora cardiaca*.

B. — CRANGON VULGARIS — LIGIA OCEANICA.

On sait que les extraits chromactifs des Crustacés influencent selon des modalités variées, d'une part les différents types de chromatophores d'une même espèce, d'autre part les chromatophores d'espèces distinctes. Ainsi les pigments blancs présentent fréquemment des réactions opposées à celles des pigments colorés ; par ailleurs, les extraits de la glande du sinus qui provoquent la concentration des pigments des chromatophores colorés des *Natantia*, provoquent l'étalement des mélanophores des

Brachyoures (chez *Crangon*, le seul *Natantia* possédant des pigments mélaniques, ceux-ci se concentrent, au contraire, comme les pigments colorés, sous l'effet des extraits de la glande du sinus).

Ces faits ont d'abord été expliqués par une différence de sensibilité des divers chromatophores à une même substance (théorie unitaire, ABRAMOWITZ), mais ensuite les nombreux travaux de l'école de BROWN et les recherches récentes de KNOWLES ont montré que la multiplicité des effets observés en réponse à l'injection d'un même extrait était due à la présence de plusieurs substances différentes dans un même organe. De plus, il est apparu que le système nerveux central des Crustacés contenait également plusieurs principes chromactifs, différant parfois, par leurs effets sur les chromatophores, des principes contenus dans la glande du sinus du pédoncule oculaire (mise en évidence du rôle de la commissure tritocérébrale, BROWN et ses collaborateurs ; découverte des organes post-commissuraux, KNOWLES ; démonstration du rôle important de la chaîne nerveuse ventrale chez les Brachyoures, BOWMAN, ENAMI).

Selon BROWN il existerait au moins 5 principes distincts :

1° *Dans la glande du sinus :*

U. D. H. provoquant l'étalement des mélanophores des Brachyoures, présent chez toutes les espèces et localisé, chez les Brachyoures, dans le système nerveux central comme dans la glande du sinus.

P. L. H. provoquant la concentration des chromatophores colorés de *Palaemonetes*, présent chez toutes les espèces, et identifiable probablement à la substance A de la glande du sinus et des organes post-commissuraux de *Leander*.

C. T. L. H. provoquant l'éclaircissement de la queue de *Crangon*, présent chez les *Natantia* mais non chez les Brachyoures.

2° *Dans le système nerveux central :*

C. D. H. provoquant l'étalement des chromatophores du corps et de la queue de *Crangon*, présent dans la commissure tritocérébrale de *Crangon* et dans le système nerveux central de différents Crustacés mais non des Brachyoures ; principe probablement identifiable à la substance B des organes post-commissuraux de *Leander*.

C. B. L. H. provoquant l'éclaircissement du corps de *Crangon*, présent chez toutes les espèces mais moins abondant chez les Astacoures.

Il était donc intéressant de rechercher si la substance cérébrale des Insectes, inactive vis-à-vis des chromatophores de *Leander*, ne serait pas identifiable à une substance chromactive du système nerveux central des Crustacés et ne serait pas capable d'influencer des chromatophores d'un autre type, présents chez d'autres espèces, et notamment si elle n'agirait pas de façon spécifique sur les pigments blancs ¹ ou sur les pigments noirs ² puisque ce sont précisément ces derniers qui jouent le rôle essentiel dans l'adaptation chromatique des Insectes.

L'activité du cerveau et des *corpora cardiaca* a été testée, pour ce faire, d'une part sur les chromatophores de la Crevette grise *Crangon vulgaris*, d'autre part sur ceux de l'Isopode *Ligia oceanica*.

Le système chromatique de *Crangon* est fort différent de celui de *Leander* ; il comprend des pigments rouges, jaunes, et surtout des pigments blancs et noirs contenus, les premiers dans des chromatophores tétrachromatiques, les seconds dans des chromatophores dichromatiques, tétrachromatiques et également dans des chromatophores monochromatiques constituant un dessin caractéristique (BROWN et WULFF, 1941). La coloration du corps des animaux privés des pédoncules oculaires est généralement assez sombre, presque noire ; la queue (telson et uropodes) dont les chromatophores sont partiellement contrôlés par le principe C.D.H. de la commissure tritocérébrale, est tantôt sombre, tantôt claire.

Les substances chromactives des Insectes ont été testées, d'une part sur des animaux normaux placés sur un fond blanc et présentant une livrée blanche, d'autre part sur des animaux privés de leurs pédoncules oculaires et dont les mélanophores sont assez fortement étalés.

Aucune action assombrissante des extraits d'Insectes vis-à-vis des chromatophores du corps ou de la queue n'a pu être observée ; ni les *corpora cardiaca*, ni le système nerveux central des Insectes ne contiennent donc le principe C. D. H. de BROWN.

Par contre, les extraits des *corpora cardiaca* induisent une concentration extrêmement forte des pigments mélaniques et provoquent en 5 à 15 minutes un blanchissement complet des animaux injectés ; les

1. BROWN et MEGLITSCH testant l'activité d'extraits de *Periplancta americana* vis-à-vis des chromatophores de *Cambarus immunis* constatent que les extraits des *corpora cardiaca* provoquent une forte concentration des pigments rouges alors que les extraits du cerveau et du ganglion frontal provoquent la concentration des pigments blancs.

2. HANSTRÖM et CARLSON-CARSTAM ont constaté une activité des extraits céphaliques d'Insectes vis-à-vis des mélanophores. Ces extraits provoquent l'étalement des mélanophores des Brachyours, la concentration de ceux-ci chez *Crangon*. Il reste à savoir si la substance responsable de ces effets est la substance des *corpora cardiaca* qui provoque la concentration des chromatophores colorés de *Leander*, ou si ce ne serait pas plutôt la substance cérébrale.

pigments des chromatophores noirs de la queue se concentrent également mais leur réaction est généralement de courte durée, parfois d'ampleur plus faible. Par ailleurs, la substance du système nerveux central des Insectes, n'est pas totalement dépourvue d'effet, ici comme chez *Leander* ; elle induit une réaction certaine de contraction des mélanophores semblable à celle provoquée par les extraits des *corpora cardiaca*, mais d'une intensité moindre, notamment semble-t-il, en ce qui concerne les pigments noirs des chromatophores monochromatiques. Son activité est sensiblement la même pour des doses allant d'1/20 à 2. La substance des *corpora cardiaca* demeure fortement active même pour une quantité injectée équivalent à 1/100 de paire.

Il est intéressant de constater que la substance du système nerveux central des Insectes, qui est totalement dépourvue d'activité vis-à-vis des chromatophores colorés de *Leander*, est capable d'influencer cependant les pigments mélaniques de *Crangon*.

Tableau XXVII. — ACTIVITÉ DES EXTRAITS D'INSECTES VIS-A-VIS DES PIGMENTS MÉLANIQUES DE *Crangon vulgaris*.

Organe utilisé	Nombre d'animaux injectés	Fraction d'organe injectée	Réaction chromatique moyenne
Cerveau	22	1/10-1/20	2,4
	8	1/2	2,2
	17	2	2
Ganglion sous-œsophagien	12	2	2,6
Ganglions thoraciques	15	6	2,3
<i>Corpora cardiaca</i>	13	1/100	1
	14	1/10	1
	15	1/2	1

(Les animaux injectés se trouvent au stade 5 ; l'indice 1 représente une concentration maximale des pigments).

L'action des substances chromactives des Insectes a également été testée vis-à-vis des pigments d'un Isopode, *Ligia oceanica*, chez lequel les changements sensibles de livrée, du noir au jaune clair, sont dus

essentiellement à des modifications des mélanophores dont la contraction est provoquée par une substance élaborée dans le système nerveux central et non dans la glande du sinus.

KLEINHOLTZ a provoqué la contraction des mélanophores de *Ligia baudiniana* par l'injection d'extraits céphaliques, mais AMAR a pu montrer que chez un autre Isopode, *Idothea baltica*, la substance provoquant la concentration des pigments mélaniques, était présente, en quantité faible dans le cerveau, en quantité beaucoup plus forte dans les ganglions thoraciques et abdominaux.

Les injections d'extraits d'Insectes ont été effectuées sur des animaux normaux car la suppression des yeux est difficile en raison de l'absence de pédoncules oculaires. Elles ont été faites d'une part sur des animaux clairs maintenus sur un fond blanc, d'autre part sur des animaux noirs gardés dans des cristallisoirs recouverts de peinture noire. Les substances chromactives des Insectes n'ont aucune action assombrissante. Elles déterminent, par contre, un éclaircissement net des animaux.

Tableau XXVIII. — ACTIVITÉ DES EXTRAITS D'INSECTES VIS-A-VIS DES PIGMENTS MÉLANIQUES DE *Ligia oceanica*.

Organe utilisé	Nombre d'animaux injectés	Fraction d'organe injectée	Réaction chromatique moyenne
Injection d'eau de mer (exp. témoin)	16		4,1
Cerveau	23	1/2-1-2	2,7
<i>Corpora cardiaca</i>	9	1/100	2,3
	40	1/10	1,6
	8	1	1
Pédoncule oculaire de <i>Leander</i>	6	1/2	3
Ganglions thoraciques de <i>Ligia</i>	6	1/2	2,3

(Les animaux injectés se trouvent au stade 5 ; l'indice 1 représente une concentration maximale des pigments).

Il est curieux de constater que chez *Ligia*, comme chez *Crangon*, la substance des *corpora cardiaca* provoque un éclaircissement extrême-

ment marqué¹, alors que la substance cérébrale, également active, n'induit qu'un éclaircissement moyen. On ne peut identifier la substance cérébrale des Insectes à la substance du système nerveux central des Isopodes, mais il apparaît à nouveau que les mélanophores des Crustacés réagissent différemment des chromatophores colorés et sont sensibles, comme les pigments des Insectes, à l'une et l'autre des substances chromactives de ces derniers. Le fait que ces deux substances soient capables, dans certains cas tout au moins, d'influencer toutes deux les mêmes effecteurs, semble indiquer qu'elles présentent une certaine parenté.

C. — CONCLUSION.

La substance des *corpora cardiaca* des Insectes, identifiable probablement à la substance chromactive A des Crustacés, est très active vis-à-vis des chromatophores colorés de *Leander* et vis-à-vis des pigments mélaniques de *Crangon* et de *Ligia* dont elle provoque la concentration complète. Elle est dépourvue d'activité vis-à-vis des pigments blancs et ne provoque chez aucune de ces espèces un étalement des pigments.

La substance du système nerveux central des Insectes est totalement dépourvue d'activité vis-à-vis des pigments de *Leander* ; chez *Crangon* et *Ligia*, par contre, elle induit une concentration assez forte mais non maximale des pigments mélaniques. Ce type d'effet n'est caractéristique d'aucun principe de la glande du sinus ou du système nerveux central de ces espèces ; la substance cérébrale des Insectes ne semble, par conséquent, pouvoir être identifiée à une substance régissant l'adaptation chromatique, de l'un ou l'autre de ces Crustacés ; il est probable qu'elle affecte les mélanophores en raison d'une sensibilité plus grande de ceux-ci et parce qu'elle est assez proche de la substance physiologiquement active. Il reste à savoir si elle ne serait pas identifiable au principe U.D.H. régissant l'étalement des mélanophores chez les Brachyours. Il est possible également, comme l'a suggéré BROWN, qu'elle présente une cer-

1. Il faut signaler que les extraits des *corpora cardiaca* n'ont pas, vis-à-vis des Isopodes, le même effet que les extraits de pédoncules oculaires de *Leander* ; en effet ces derniers ne provoquent qu'une faible concentration des pigments mélaniques de *Ligia*, et certains auteurs ont même signalé un étalement des mélanophores de l'*Idothée* consécutif à l'injection d'extraits de pédoncules oculaires de *Leander* (KOLLER et MEYER ; CARSTAM et SUNESON). Il est difficile actuellement d'interpréter ces résultats car les données relatives aux Isopodes sont encore assez contradictoires : selon ENAMI (*Ligia exotica*) ces Crustacés posséderaient, outre la substance éclaircissante, un second principe céphalique capable de provoquer l'étalement des mélanophores. On peut supposer que lors de l'injection d'extraits de pédoncules oculaires de *Leander* certains principes contenus dans la glande du sinus jouent un rôle antagoniste et masquent l'action de la substance A.

taine ressemblance avec une substance chromactive présente dans le système nerveux central de la Limule.

II. — Action des substances chromactives des Crustacés vis-à-vis des pigments des Insectes.

La similitude d'action, vis-à-vis des Crustacés, de la substance présente dans les *corpora cardiaca* des Insectes et de la substance présente dans la glande du sinus et les organes post-commissuraux des Crustacés,

Tableau XXIX. — ACTION DES SUBSTANCES CHROMACTIVES DES CRUSTACÉS VIS-A-VIS DES PIGMENTS DU PHASME.

Espèce du donneur — Organe utilisé	Fraction d'organe injectée	Nombre d'animaux injectés	Réaction chromatique moyenne
<i>Leander serratus</i>			
Pédoncule oculaire	1/10	8	1,5
	1/2	2	4
	1	14	4
	2	59	4,1
	4	21	4,2
Système nerveux central	1	11	3,3
Cerveau	1	10	3,1
Commissure tritocérébrale + nerfs post-commissuraux	1	10	3,8
<i>Crangon vulgaris</i>			
Pédoncule oculaire	1/2-2	28	2,7
Cerveau	1/2	22	2,3
Ganglions thoraciques	1/2	6	1
Commissure tritocérébrale	1/2-2	12	2,6
<i>Carcinus moenas</i>			
Pédoncule oculaire	2	3	5
<i>Cambarus immunitis</i>			
Pédoncule oculaire	1/2	8	4,4
Cerveau	1/2	5	4
<i>Ligia oceanica</i>			
Système nerveux central	11	10	2,6

incite à tester réciproquement l'activité des extraits de ces organes des Crustacés sur les pigments des Insectes. De plus, il semble intéressant de rechercher si d'autres principes chromactifs des Crustacés et notamment ceux du système nerveux central n'auraient pas sur l'Insecte une action comparable à celle de la substance du système nerveux central de celui-ci.

Les deux tableaux ci-contre rendent compte des expériences d'injections effectuées sur le Phasme et la Corèthre avec des extraits d'organes de Crustacés de différentes espèces.

Tableau XXX. — ACTION DES SUBSTANCES CHROMACTIVES DES CRUSTACÉS VIS-A-VIS DES CHROMATOPHORES DE LA CORÈTHRE.

Espèce du donneur — Organe utilisé	Fraction d'organe injectée	Nombre d'animaux injectés	Réaction chromatique moyenne
<i>Leander serratus</i> Pédoncule oculaire	1/200	19	4,8
<i>Cambarus immunis</i> Pédoncule oculaire	1/50	13	4,8
Cerveau	1/50	8	5

Vis-à-vis du Phasme, les extraits de pédoncules oculaires et les extraits du système nerveux central (cerveau, organes post-commissuraux et commissure tritocérébrale, ganglions thoraciques) de *Leander* et de *Crangon* sont pourvus d'une certaine activité, mais ne sont jamais très fortement actifs, en particulier en ce qui concerne *Crangon*. Les réactions obtenues rappellent par leur intensité moyenne et aussi par une certaine hétérogénéité dans les réponses des différents individus, celles que l'on obtenait précédemment avec les extraits des *corpora cardiaca* ; il est probable que c'est la substance A, présente dans ceux-ci et également dans les extraits de la glande du sinus et des organes post-commissuraux, qui agit sur les pigments de l'Insecte. Aucune substance identifiable par ses effets à la substance cérébrale des Insectes n'a pu être mise en évidence, ni dans le pédoncule oculaire, ni dans le système nerveux central de ces espèces.

Les extraits de pédoncules oculaires et de cerveau de *Cambarus* et les extraits de pédoncule oculaire de *Carcinus moenas* semblent pour-

vus d'une activité plus forte vis-à-vis des pigments du Phasme. Il se pourrait donc, comme cela a déjà été suggéré plus haut, que la substance cérébrale des Insectes soit assez proche d'une substance chromactive des Astacoures et des Brachyoures.

Les extraits des ganglions thoraciques de *Ligia* sont très faiblement actifs sur les pigments du Phasme.

L'activité des extraits des Crustacés semble plus forte vis-à-vis des chromatophores de la Corèthre. Des réactions d'étalement complètes ont pu être obtenues, avec des extraits de pédoncules oculaires de *Cambarus*, mais également avec des extraits de pédoncules oculaires de *Leander*. Ces réactions fortes sont peut-être dues à une sensibilité des chromatophores de la Corèthre un peu différente de celle des pigments hypodermiques du Phasme, mais il est possible, également, qu'elles proviennent simplement de la quantité de substance chromactive reçue, qui est proportionnellement beaucoup plus forte dans le premier cas, étant donné la taille extrêmement petite de la Corèthre.

CHAPITRE III.

ACTION DES SUBSTANCES CHROMACTIVES DES VERTÉBRÉS SUR LES PIGMENTS DES INSECTES

On sait que, chez les Vertébrés, l'adaptation chromatique est sous le contrôle de deux substances : l'adrénaline qui provoque la concentration des pigments colorés et mélaniques, et l'interméline élaborée dans le lobe intermédiaire de l'hypophyse, qui induit l'étalement de ces mêmes pigments.

L'activité de l'adrénaline et de différentes préparations hypophysaires a été testée sur la Corèthre et sur le Phasme.

Aucune action de l'adrénaline n'a pu être observée vis-à-vis des pigments de ces deux Insectes ; cette substance n'induit ni l'étalement ni la contraction des chromatophores de la Corèthre et demeure sans effet sur des Phasmes clairs comme sur des Phasmes sombres ¹.

1. KOPENEC, testant sur des Corèthres normales l'activité de différentes substances de Vertébrés, ajoutées au milieu dans lequel se trouvent les larves, note une contraction des chromatophores sous l'action de l'interméline, un étalement de ceux-ci sous l'action de l'adrénaline, la suprarénine, l'épinéphrine, l'acétylcholine. Selon cet auteur l'action de l'interméline est due à un effet nocif de cette substance et l'acétylcholine n'agit qu'en excitant la sécrétion hormonale de l'Insecte ; l'adrénaline au contraire serait identifiable à un principe chromactif de la Corèthre.

En ce qui concerne les extraits hypophysaires, les injections de rétropituine et d'extraits bouillis d'hypophyse entière de Grenouille, fraîchement disséquée, se sont montrées dépourvues d'effet vis-à-vis de la Corèthre. Les différentes préparations pharmaceutiques testées sur le Phasme n'ont pas provoqué d'éclaircissement des animaux sombres, mais ont induit un certain assombrissement des animaux clairs. Les valeurs moyennes des réactions obtenues ont été de 2,5 avec des préparations d'hypophyse totale (Tot-Hypophyse, CHOAY), de 3,2 avec des préparations purifiées (Mélanophorenhormon ; Intermédine, CHOAY, 12 unités vairoin injectées par individu). L'interméline a donc un certain effet sur les pigments du Phasme, mais cet effet est faible, irrégulier, et ne ressemble pas à une action spécifique. Il est probable que l'interméline, comme certaines substances chromactives des Crustacés, présente une parenté avec les substances chromactives des Insectes, sans être cependant identique à celles-ci.

L'acétylcholine, la substance antidiurétique hypophysaire et l'A.C.T.H. ont été également testées sur le Phasme. Aucune réaction n'a été observée.

Chez les Crustacés, les différents auteurs qui ont testé l'activité de l'adrénaline et de l'interméline, ont obtenu le plus souvent des résultats irréguliers ou contradictoires. Dans l'ensemble l'adrénaline se montre dépourvue d'activité vis-à-vis des Crustacés comme elle l'est vis-à-vis des Insectes. L'interméline paraît avoir une certaine influence vis-à-vis des mélanophores des Brachyours dont elle provoque l'étalement (*Uca pugilator*, ABRAMOWITZ) : son action est beaucoup plus irrégulière vis-à-vis des pigments des Natantia (*Leander adspersus*, HANSTRÖM, ABRAMOWITZ) et des Isopodes (*Ligia exotica*, ENAMI). Elle se rapproche peut-être par sa nature chimique du principe U.D.H. des Brachyours.

On peut dire, en conclusion, qu'il ne semble pas exister de véritable identité entre les substances chromactives des Vertébrés et celles des Crustacés et des Insectes.

CHAPITRE IV.

PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES DES SUBSTANCES CHROMACTIVES

Les recherches de CARLSON (1936), d'ABRAMOWITZ (1936-1937) et d'HANSTRÖM (1937) ont mis en évidence certaines propriétés physico-

chimiques des substances chromactives des Crustacés. Ces auteurs ont montré notamment qu'il s'agissait de substances thermostables, résistantes à la dessiccation, fortement solubles dans l'eau et insolubles dans les solvants organiques. Ces différentes propriétés s'appliquent également aux substances chromactives des Insectes. De plus nous avons pu constater, au cours de recherches effectuées en collaboration avec KNOWLES et CARLISLE, que la substance A des *corpora cardiaca* et la substance C du cerveau des Phasmides, étaient peu mobiles après électrophorèse à pH 7,5, ne diffusaient pas facilement au travers de membranes de cellophane (British Cellophane Compagny, PT 600, PT 400, PT 300), probablement en raison de la taille relativement grande de leur molécule, et semblaient capables de se scinder en molécules de taille plus petite, diffusant au travers des mêmes membranes, beaucoup plus mobiles après électrophorèse et pourvues d'une certaine activité vis-à-vis des pigments.

Nous avons tenté quelques premières approches concernant la nature chimique de la substance A des *corpora cardiaca* de l'Hydrophile et du pédoncule oculaire de *Leander*, d'une part par des études des fluorescences (DE LERMA, DUPONT-RAABE, KNOWLES), d'autre part en tentant d'obtenir des destructions enzymatiques (KNOWLES, CARLISLE, DUPONT-RAABE).

Les bandes actives obtenues par électrophorèse et par chromatographie (entre Rf 0,30 et 0,35), possèdent parfois une certaine fluorescence mais celle-ci ne s'observe pas de manière constante ; il ne semble donc pas que la substance chromactive soit elle-même fluorescente, mais elle est peut-être liée à certaines étapes à une substance fluorescente.

Tout à fait récemment nous avons réussi à inactiver totalement la substance chromactive A au moyen d'une préparation de trypsine et également par hydrolyse avec de l'acide chlorhydrique normal à ébullition pendant 24 heures. Il semble donc que la substance A des Insectes et des Crustacés contienne, tout comme l'interméline, des liaisons peptidiques essentielles à son activité.

L'HÉLIAS (1955) a proposé récemment l'identification à l'acide folique d'une hormone chromatotrope des Phasmides dont l'un des effets consisterait à induire la mélanisation de la cuticule chez des animaux préalablement privés de leurs *corpora cardiaca*. Utilisant pour l'isolement des substances actives la technique de micro-électrophorèse sur papier, l'auteur identifiait dans le cerveau de ces

Insectes une hormone chromatotrope, dont les caractéristiques semblaient extrêmement proches de celles de la substance cérébrale C dont la position et les propriétés ont été définies ; ce fait incitait à penser qu'il pouvait s'agir, comme le croyait ATZLER, d'une seule et même substance commandant à la fois les phénomènes de genèse pigmentaire (adaptation chromatique morphologique) et les phénomènes de migrations pigmentaires (adaptation chromatique physiologique).

Pour tenter de vérifier cette hypothèse, l'activité de l'acide folique a été testée vis-à-vis des changements de coloration rapides des Phasmides.

Des injections d'acide folique synthétique (Boyer et C^{1e}) en solution dans du liquide de Ringer ou dans de l'eau distillée, ont été faites sur des animaux normaux, sur des animaux privés des *corpora cardiaca* et essentiellement sur des animaux privés de cerveau, ces derniers sujets expérimentaux constituant un test sûr pour la mise en évidence d'une substance active.

Dans aucun cas une véritable réaction d'assombrissement n'a pu être observée et ceci malgré les concentrations diverses utilisées dont certaines étaient assez fortes (0,5 mg d'acide folique injecté par individu). Il semble donc que la substance chromactive tritocérébrale ne peut être identifiée à l'acide folique. Notons que la présence relatée par L'HÉLIAS d'hormone chromatotrope identifiable à l'acide folique, dans la *pars intercerebralis* du cerveau et les *corpora allata*, fournissait déjà un argument en ce sens puisque les extraits de ces organes ou portions d'organes sont dépourvus de toute activité en ce qui concerne les mouvements pigmentaires (voir p. 114 et 127).

L'activité de quelques autres ptéridines : xanthoptérine, isoxanthoptérine, 6-méthyl-isoxanthoptérine, 6-7-diméthylptéridine, acide folique irradié, acide ptéridine-carboxylique a été également testée ; aucune de ces substances n'a provoqué chez les animaux injectés l'apparition d'un assombrissement typique.

Les différentes ptéridines mentionnées ci-dessus ainsi que l'acide folique ont été également testées vis-à-vis des chromatophores de *Leander*, afin de rechercher si l'une d'entre elles ne serait pas identifiable à la substance A des *corpora cardiaca* des Phasmides. Aucune réaction positive n'a pu être observée (DE LERMA, DUPONT-RAABE, KNOWLES).

Il est donc impossible d'obtenir un effet vis-à-vis des pigments du Phasme, comme vis-à-vis de ceux du Crustacé *Leander serratus*, par

l'injection des diverses ptéridines énumérées plus haut. Bien que L'HÉLIAS ait affirmé récemment que la xanthoptérine, l'acide xanthoptérine carboxylique, l'isoxanthoptérine et l'acide isoxanthoptérine carboxylique, provoquent un assombrissement rapide du Phasme, il ne semble pas que l'hypothèse d'une identité existant entre l'une quelconque de ces substances et la substance chromactive de la région tritocérébrale du cerveau ou des *corpora cardiaca* puisse être retenue. Il est probable que les réponses observées par L'HÉLIAS provenaient de l'utilisation d'un test biologique non significatif, animaux privés des *corpora cardiaca*. De tels animaux présentent, nous l'avons vu, des variations chromatiques absolument normales et peuvent répondre à des excitations et traumatismes divers par une libération de leur propre hormone pigmentaire contenue dans le cerveau. L'identification de l'hormone chromactive du cerveau à une substance chimiquement définie ne peut être valable que si cette dernière, injectée à des animaux privés de cerveau, est capable d'induire l'apparition d'une livrée crépusculaire typique.

CHAPITRE V.

CONCLUSION

La Corèthre et le Phasme possèdent deux substances chromactives probablement identiques, localisées chez l'un comme chez l'autre de ces Insectes, l'une dans le système nerveux central, l'autre dans les *corpora cardiaca*.

On peut observer la présence de substances chromactives chez de nombreuses espèces d'Insectes, mais certaines en sont dépourvues. La présence d'une substance chromactive dans les *corpora cardiaca* semble toujours liée à la présence d'une substance chromactive dans le cerveau, ce qui confirme l'hypothèse de l'origine de la première à partir de la seconde.

Les expériences d'injections réciproques d'extraits chromactifs d'Insectes aux Crustacés et d'extraits chromactifs de Crustacés aux Insectes montrent que la substance A présente dans les *corpora cardiaca* des Insectes est probablement identifiable à une substance chromactive des Crustacés, présente notamment dans la glande du sinus et les organes

post-commissuraux de *Leander* ; elle provoque la concentration des pigments colorés de *Leander* et des pigments mélaniques de *Crangon* et de *Ligia*. La substance du système nerveux central des Insectes est sans action sur les pigments de *Leander* mais provoque une certaine concentration des pigments mélaniques de *Crangon* et de *Ligia*, elle ne peut être identifiée cependant aux principes chromactifs du système nerveux central de ces espèces.

En ce qui concerne les substances chromactives des Vertébrés, l'adrénaline se montre dépourvue d'activité vis-à-vis des pigments des Insectes ; l'interméline provoque une certaine réaction d'assombrissement chez le Phasme, mais n'est certainement pas identique à la substance du système nerveux central de celui-ci.

Il semble, en conclusion, que les substances chromactives des différentes classes et des différents embranchements présentent une certaine parenté qui se traduit par le fait d'une activité interspécifique réelle, mais non tout à fait typique ; une véritable identité d'action et probablement de nature chimique ne semble établie à l'heure actuelle que dans le cas de la substance A des *corpora cardiaca* des Insectes et de la glande du sinus et des organes post-commissuraux des Crustacés.

L'identification proposée par L'HÉLIAS de la substance cérébrale du Phasme à certaines ptéridines (xanthoptérine, acide xanthoptérine carboxylique) ne semble pouvoir être retenue.

RÉSUMÉ

Les recherches relatées dans ce travail ont pour objet l'étude des mécanismes contrôlant chez les Insectes les migrations intracellulaires des pigments déterminant des changements de coloration du corps. Elles portent essentiellement sur deux espèces *Carausius morosus* et *Corethra plumicornis*.

La première partie, la plus importante de ce travail, traite de l'adaptation chromatique chez le Phasme.

Dans la seconde partie sont exposées les recherches concernant l'adaptation chromatique de la larve de la Corèthre.

La troisième partie apporte différentes données concernant l'activité réciproque et les caractéristiques physico-chimiques des substances qui régissent les changements de coloration des animaux dans des embran-

chements et des classes différentes et notamment chez les Crustacés et les Insectes.

Différentes techniques expérimentales, ablations d'organes ou de portions d'organes, injections d'extraits, implantations, excitations électriques, ont été utilisées conjointement. Diverses recherches histologiques et cytologiques ont été également effectuées, dont les résultats sont rapportés au cours de l'étude des problèmes qui les ont suscitées.

L'adaptation chromatique chez le Phasme.

Des expériences d'ablations et d'injections d'extraits de différents organes glandulaires et nerveux de la région céphalique permettent de démontrer que l'élaboration de la substance qui commande l'assombrissement crépusculaire de ces Insectes s'effectue dans le cerveau.

Elles montrent d'autre part que les *corpora cardiaca* dont la présence n'est pas nécessaire au déroulement normal du changement de coloration nycthémeral, contiennent néanmoins une substance capable d'induire une migration modérée des pigments, qui semble différer par sa nature de la substance chromactive cérébrale.

Elles font apparaître, enfin, qu'une section du collier péri-œsophagien et des nerfs associés (commissure tritocérébrale et *nervi corporis cardiaci* III) provoque, de même que l'ablation du cerveau, une suppression définitive de l'adaptation chromatique ; celle-ci persiste par contre après une section des connectifs de la chaîne nerveuse ventrale, mais s'accompagne parfois de troubles dans les réactions de la partie postérieure du corps.

Identification de la région cérébrale intéressée dans l'élaboration de la substance chromactive. Étude histologique et cytologique du cerveau des Phasmides.

Après une étude de l'anatomie du cerveau et la vérification de l'existence d'une activité sécrétoire dans les éléments de la *pars intercerebralis*, des recherches expérimentales sont entreprises comportant des injections d'extraits, des ablations électives de la *pars intercerebralis* et des ablations couplées de la *pars intercerebralis* et des *corpora cardiaca*. Elles sont effectuées sur *Carausius morosus* et également sur une autre espèce *Clitumnus extradentatus* offrant certaines facilités opératoires. Les résultats obtenus, inactivité des extraits de la *pars intercerebralis*, persistance

de la variation périodique après les interventions opératoires) montrent que l'élaboration de la substance chromactive cérébrale ne s'effectue pas dans la *pars intercerebralis*.

Des injections d'extraits de différentes portions du cerveau révèlent la localisation exclusive de la substance chromactive dans la partie deutotritocérébrale de cet organe. Les ablations de cette région suppriment la variation nycthémerale. Des recherches histologiques et cytologiques permettent de démontrer effectivement l'existence de produits de sécrétion dans la partie tritocérébrale du cerveau.

Les corpora cardiaca et la substance chromactive.

La différence de nature existant entre la substance chromactive cérébrale et la substance des *corpora cardiaca* est mise en évidence par le test de ces deux substances sur les chromatophores de différentes espèces de Crustacés, dans des extraits bruts et dans des extraits purifiés au moyen de la technique de micro-électrophorèse sur papier.

Il découle des nombreuses expériences effectuées pour tenter d'expliquer le rôle joué dans l'adaptation chromatique des Insectes par la substance des *corpora cordiaca*, que celle-ci intervient probablement pour permettre à l'Insecte le maintien d'une livrée intermédiaire. Il est possible également qu'elle joue un rôle dans la régulation d'un phénomène différent de l'adaptation chromatique.

La mise en évidence d'une troisième paire de *nervi corporis cardiaci* reliant la partie tritocérébrale du cerveau aux *corpora cardiaca* permet de penser que la substance chromactive présente dans ces derniers organes provient du tritocérébron par la voie de ces nerfs et dérive de la substance chromactive tritocérébrale dont la nature semble assez proche de la sienne.

Une étude histologique des *corpora cardiaca* montre que ces organes contiennent, outre les produits de sécrétion d'origine cérébrale, d'assez abondants produits de sécrétion élaborés dans leurs grandes cellules fondamentales.

Modalités de libération de la substance chromactive cérébrale — Rôle des différents éléments du système nerveux central.

On peut déceler la présence d'une substance chromactive identique à la substance cérébrale dans l'ensemble du système nerveux central, ganglions et connectifs. Le ganglion sous-œsophagien en contient une

quantité importante ; la teneur des autres ganglions est plus faible ; elle décroît de l'avant vers l'arrière du corps.

Il semble que l'ensemble du système nerveux central participe à la commande de l'adaptation chromatique en libérant de faibles quantités de substance chromactive provenant sans doute de la région céphalique par la voie des connectifs. La libération la plus importante se fait au niveau du ganglion sous-œsophagien, qui élabore peut-être également une certaine quantité d'hormone pigmentaire, mais la reçoit plus probablement du cerveau par la voie du collier péri-œsophagien. On peut constater dans ce dernier, et également dans le ganglion sous-œsophagien, la présence de produits de sécrétion qui rappellent par leur aspect les produits de sécrétion tritocérébraux.

Il ne semble pas exister chez les Insectes, comme chez les Crustacés, d'organes distincts assurant la libération des substances chromactives ; celle-ci ne se fait ni à partir de la commissure tritocérébrale, ni à partir des nerfs médians mais probablement à partir des connectifs ou des ganglions.

L'adaptation chromatique chez la Corèthre.

Des expériences d'injections d'extraits, qui seules peuvent être réalisées sur cette larve de très petite taille, montrent que la commande de l'adaptation chromatique est en tous points semblable à celle du Phasme. La substance qui provoque l'étalement des chromatophores est présente en grande quantité dans le cerveau, en quantité plus faible dans les ganglions de la chaîne nerveuse ventrale. Les *corpora cardiaca* qui ont pu être identifiés à l'issue de recherches histologiques, semblent contenir une substance un peu différente qui ne provoque qu'un étalement ménagé des chromatophores.

Activité réciproque des substances chromactives des Invertébrés et des Vertébrés.

Caractéristiques physico-chimiques.

Les substances chromactives du Phasme et de la Corèthre semblent pouvoir être identifiées. On peut déceler chez certaines espèces d'Insectes la présence de l'une et l'autre de ces substances.

La substance des *corpora cardiaca* agit fortement sur les chromatophores de différentes espèces de Crustacés (pigments colorés et méla-

niques, *Leander*, *Crangon*, *Ligia*), mais non sur les pigments des yeux. La substance cérébrale provoque une réaction des chromatophores dans certaines espèces seulement (*Crangon* et *Ligia*, pigments mélaniques).

Les substances chromactives des Crustacés et l'interméline provoquent une migration modérée des pigments des Insectes.

Les substances chromactives des Crustacés et des Insectes s'apparentent par différentes caractéristiques physico-chimiques. Elles sont probablement d'une nature chimique assez voisine. La substance A des *corpora cardiaca* semble pouvoir être identifiée à une substance chromactive des Crustacés, présente notamment dans la glande du sinus et les organes post-commissuraux de *Leander*.

BIBLIOGRAPHIE

- 1936 a. ABRAMOWITZ (A. A.). — The action of intermedin on Crustacean melanophores and of the Crustacean hormone on Elasmobranch melanophores. (*Proc. Nat. Acad. Sc.*, Washington, 22, pp. 521-523).
- 1936 b. — The chromatophorotropic hormone of the Crustacea. (*Anat. Record.*, 67, supp. I).
- 1937 a. — The chromatophorotropic hormone of the Crustacea : Standardisation, properties and physiology of the eye-stalk gland. (*Biol. Bull.*, 72, pp. 344-365).
- 1937 b. — The comparative physiology of pigmentary responses in the Crustacea. (*Jour. exp. Zool.*, 76, pp. 407-422).
1938. — The similarity between the hypophyseal chromatophorotropic hormone and the chromatophorotropic hormone of the Crustacean eye-stalk. (*Physiol. Zool.*, 11, pp. 299-311).
1940. — Purification of the chromatophorotropic hormone of the Crustacean eye-stalk. (*J. Biol. Chem.*, 132, pp. 501-506).
1938. ABRAMOWITZ (A. A.) et ABRAMOWITZ (R. K.). — On the specificity and related properties of the Crustacean chromatophorotropic hormone. (*Biol. Bull.*, 74, pp. 278-96).
1951. ALEXANDROWICZ (J. S.). — Muscle receptor organs in the abdomen of *Homarus vulgaris* and *Palinurus vulgaris*. (*Quart. Jour. Micr. Sci.*, 92, pp. 163-199).
1952. — Notes on the nervous system in the Stomatopoda. I. The system of median connectives. (*Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 23, pp. 201-214).
1951. AMAR (R.). — Formations endocrines cérébrales des Isopodes marins et comportement chromatique d'*Idotea*. Thèse Fac. Sc. Paris, pp. 5-139.
- 1952 a. ARVY (L.) et GABE (M.). — Particularités histologiques des glandes endocrines rétro-cérébrales chez *Ecdyonurus dispar* Curt, et chez *Ecdyonurus torrentis* Kimmins. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, 77, pp. 229-230).
- 1952 b. — Données histophysiologiques sur la neuro-sécrétion chez quelques Éphéméroptères. (*La Cellule*, 55, pp. 203-222).

- 1952 c. — Données histophysiologiques sur les formations endocrines rétro-cérébrales de quelques Odonates. (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **14**, pp. 345-374).
1953. — Particularités histophysiologiques des glandes endocrines céphaliques chez *Tenebrio molitor* L. (*C. R. Acad. Sc.*, **237**, pp. 844-846).
1931. ATZLER (M.). — Untersuchungen über den morphologischen und physiologischen Farbenwechsel von *Dixippus* (*Carausius*) *morosus*. (*Z. f. vergl. Physiol.*, **13**, pp. 509-533).
1949. BOISSON (Ch. J.). — Recherches histologiques sur le complexe allato-cardiaque de *Bacillus rossii* Fabr. (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, supp. 34, pp. 1-92).
1953. BOUNHIOL (J. J.), GABE (M.) et ARVY (L.). — Données histophysiologiques sur la neuro-sécrétion chez *Bombyx mori* L. et sur ses rapports avec les glandes endocrines. (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, **87**, 3, pp. 323-333).
1949. BOWMAN (T. E.). — Chromatophorotropins in the central nervous organs of the Crab, *Hemigrapsus oregonensis*. (*Biol. Bull.*, **96**, pp. 238-245).
1948. BROWN (F. A. Jr.). — Hormones in Crustaceans. (« The Hormones » Pincus Thimann K. V. (éditeurs), Academic Press, New York, pp. 159-199).
1950. — Studies on the physiology of *Uca* red chromatophores. (*Biol. Bull.*, **98**, pp. 218-226).
1941. BROWN (F. A. Jr.) et CUNNINGHAM (O.). — Upon the presence and distribution of a chromatophorotropic principle in the central nervous system of *Limulus*. (*Biol. Bull.*, **81**, pp. 80-95).
1940. BROWN (F. A. Jr.) et EDERSTROM (H. E.). — Dual control of certain black chromatophores of *Crago*. (*Jour. exp. Zool.*, **85**, pp. 53-69).
1947. BROWN (F. A. Jr.) et KLOTZ (I. M.). — Separation of two mutually antagonistic chromatophorotropins from the tritocerebral commissure of *Crago*. (*Proc. Soc. exp. Biol. Med.*, **64**, pp. 310-313.)
1940. BROWN (F. A. Jr.) et MEGLITSCH (A.). — Comparison of the chromatophorotropic activity of Insect *corpora cardiaca* with that of Crustacean sinus glands. (*Biol. Bull.*, **79**, pp. 409-418).
1946. BROWN (F. A. Jr.) et SAIGH (L.). — The comparative distribution of two chromatophorotropic hormones (C. D. H. and C. B. L. H.) in Crustacean nervous system. (*Biol. Bull.*, **91**, pp. 170-180).
1940. BROWN (F. A. Jr.) et SCUDAMORE (H. H.). — Differentiation of two principles from the Crustacean sinus gland. (*J. Cell. Comp. Physiol.*, **15**, 1, pp. 103-119).
1941. BROWN (F. A. Jr.) et WULFF (V. J.). — Chromatophore types in *Crago* and their endocrine control. (*J. Cell. Comp. Physiol.*, **18**, 3, pp. 339-353).
1910. BUDDENBROCK (W. v.). — Der Rhythmus der Schreitbewegungen der Stabheuschrecke *Dixippus*. O. (*Biol. Zentralbl.*, **41**, pp. 41-48).
1953. CAMERON (M. L.). — The secretion of an orthodiphenol in the *corpus cardiacum* of the Insect. (*Nature*, **172**, p. 349).
1955. CARLISLE (D.), DUPONT-RAABE (M.) et KNOWLES (F.). — Recherches préliminaires relatives à la séparation et à la comparaison des substances chromactives des Crustacés et des Insectes. (*C. R. Acad. Sc.*, **240**, pp. 665-667).
1953. CARLISLE (D. B.) et KNOWLES (F. G. W.). — Neurohaemal organs in Crustaceans. (*Nature*, **172**, p. 404).
1936. CARLSON (S.). — Color changes in Brachyoura Crustaceans especially in *Uca pugnator*. (*Kungl. Fysiogr. Sällsk. Förhandl.*, **6**, pp. 63-80).

1951. CARSTAM (S. Ph.). — Enzymatic inactivation of the pigment hormone of the Crustacean sinus gland. (*Nature*, **167**, pp. 321-322).
1949. CARSTAM (S. Ph.) et SUNESON (S.). — Pigment activation in *Idothea neglecta* and *Leander adspersus*. (*Kungl. Fysiogr. Sällsk. Förhändl.*, **19**, pp. 1-5).
1949. CHAUDONNET. — A propos du corps jugal des Thysanoures. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **74**, pp. 164-167).
1948. CAZAL (P.). — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des Insectes (Étude morphologique). (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, supp. 32, pp. 1-227).
1940. DAY (M. P.). — Neurosecretory cells in the ganglia of Lepidoptera. (*Nature*, **145**, p. 264).
1933. DE LERMA (B.). — I corpi faringei degli ortotteri. — Prova sicura della esistenza di glandole endocrine negli artropodi. (*Rendiconti Accad. Naz. Lincei*, **17**, 12, pp. 1105-1108).
1937. — Osservazioni sul sistema endocrino degli Insetti (*corpora allata* e *corpi faringei*). (*Arch. Zool. Ital.*, **24**, pp. 339-368).
1955. DE LERMA (B.), DUPONT-RAABE (M.) et KNOWLES (F. G. W.). — Sur la question de la fluorescence des substances chromactives des Crustacés et des Insectes. (*C. R. Acad. Sc.*, **241**, pp. 995-996).
1928. DENIS (J. R.). — Études sur l'anatomie de la tête de quelques Collemboles. (*Arch. Zool. exp. gén.*, **68**, pp. 1-291).
1877. DOGIEL (J.). — Anatomie und Physiologie des Herzens der Larve von *Corethra plumicornis*. (*Mem. Acad. Sc. St. Petersbourg*, **24**, pp. 1-37).
- 1949 a. DUPONT-RAABE (M.). — Réactions humorales des chromatophores de la larve de Corèthre. (*C. R. Acad. Sc.*, **228**, pp. 130-132).
- 1949 b. — Les chromatophores de la larve de Corèthre. (*Arch. Zool. exp. gén.*, **86**, pp. 32-39).
1950. — Les migrations des pigments oculaires chez le Phasme. (*C. R. Acad. Sc.*, **230**, pp. 873-874).
- 1951 a. — Étude expérimentale de l'adaptation chromatique chez le Phasme, *Carausius morosus*. (*C. R. Acad. Sc.*, **232**, pp. 886-888).
- 1951 b. — Étude morphologique et cytologique du cerveau de quelques Phasmides. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **76**, 5-6, pp. 386-397).
- 1952 a. — Neuro-sécrétion chez les Phasmides. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **77**, 2-3 ; 235).
- 1952 b. — Substances chromactives de Crustacés et d'Insectes. Activité réciproque, répartition, différences qualitatives. (*Arch. Zool. exp. gén.*, **89**, N. R., 3, pp. 102-112).
- 1952 c. — Contribution à l'étude du rôle endocrine du cerveau et notamment de la *pars intercerebralis* chez les Phasmides. (*Arch. Zool. exp. gén.*, **89**, N. R. 3, pp. 128-138).
- 1953 a. — Le rôle endocrine du cerveau dans la régulation des phénomènes d'adaptation chromatique et de ponte chez les Phasmides. (*Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **24**, pp. 63-66).
- 1953 b. — Mise en évidence de deux substances à affinité tinctoriales différentes dans la région neuro-sécrétrice du cerveau, chez les Phasmides. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **78**, 5-6, p.).
- 1953 c. — Études expérimentales des phénomènes d'adaptations chromatique chez les Insectes. (*Proceed. XIV Intern. Cong. Zool.*, Copenhagen).
1954. — Répartition des activités chromatiques dans le ganglion sus-œsophagien

- des Phasmides : mise en évidence d'une région sécrétrice dans la partie deuto et tritocérébrale. (*C. R. Acad. Sc.*, **238**, pp. 950-951).
1956. *a.* — Quelques données relatives aux phénomènes de neuro-sécrétion chez les Phasmides. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, **18**, pp. 293-303).
1956. *b.* — Mise en évidence, chez les Phasmides, d'une troisième paire de *nervi corporis cardiaci*, voie possible de cheminement de la substance chromactive tritocérébrale vers les *corpora cardiaca*. (*C. R. Acad. Sc.*, **243**, pp. 1240-1243).
1956. *c.* — Rôle des différents éléments du système nerveux central dans la variation chromatique des Phasmides. (*C. R. Acad. Sc.*, **243**, pp. 1358-1360).
1956. *d.* — L'adaptation chromatique chez les Insectes. (*Année biologique*, **32**, 78, pp. 247-282).
1941. ENAMI (M.). — Melanophore responses in an Isopod, *Ligia exotica*. II. Humoral control of melanophores. (*Japan Jour. Zool.*, **9**, pp. 515-531).
1951. — The sources and activities of two chromatophorotropic hormones in Crabs of the genus *Sesarma*. I. Experimental analyses. (*Biol. Bull.*, **100**, pp. 28-43).
1928. FRANKENBERG (G. V.). — Ausgleich einer künstlichen Gewichtsvermehrung durch die Larve von *Corethra*. (*Zool. Anz.*, **76**, pp. 237-240).
1957. FUZEAU-BRAESCH (S.). — Sur les pigments oxydo-réducteurs de l'hypoderme des Insectes. (*C. R. Acad. Sc.*, **244**, pp. 1274-1277).
1953. *a.* GABE (M.). — Données histologiques sur les glandes endocrines céphaliques de quelques Thysanoures. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **78**, pp. 177-193).
1953. *b.* — Quelques acquisitions récentes sur les glandes endocrines des Arthropodes. (*Experientia*, **9**, pp. 352-356).
1954. — La neuro-sécrétion chez les Invertébrés. (*Année Biol.*, **30**, 1-2, pp. 5-62).
1928. GELEI (J. v.). — Erwärmungskörper bei Wasserorganismen. (*Zool. Jahrb.*, **44**, pp. 37-98).
1928. GIERSEBERG (H.). — Ueber den morphologischen und physiologischen Farbwechsel der Stabheuschrecke *Dixippus* (*Carausius morosus*). (*Z. f. vergl. Physiol.*, **7**, pp. 657-695).
1949. HADORN (J.) et FRIZZI (G.). — Experimentelle Untersuchungen zur Melanophoren-Reaktion von *Corethra*. (*Revue Suisse Zool.*, **56**, 13, pp. 306-316).
1934. HAHNA (J.) et JANDA (V.). — Contribution à l'étude des changements de coloration chez *Dixippus morosus* Br et Redt. (*Mem. Soc. Roy. Sci. Bohême*, pp. 1-30).
1930. HAMSTRÖM (B.). — Ueber der Gehirn von *Termops nevadensis* und *Phyllium pulchrifolium* nebst Beiträgen zur Phylogenie der *corpora pedunculata* der Arthropoden. (*Morphol. Ökol. Tiere*, **19**, pp. 732-773).
1936. — Ueber eine Substanz im Insektenkopf, die zusammenballend auf das Pigment der Garneelenchromatophoren wirkt. (*Kungl. Fysiogr. Sällsk. Förhandl.*, **6**, 8, pp. 58-62).
1937. *a.* — Die Sinusdrüse und der hormonal bedingte Farbwechsel der Crustaceen. (*Kungl. Svensk. Vetensk. Handl.*, **16**, 3, pp. 3-99).
1937. *b.* — Vermischte Beobachtungen über die chromatophoraktivierenden Substanzen der Augenstiele der Crustaceen und des Kopfes der Insekten. (*Kungl. Fysiogr. Sällsk. Handl.*, **47**, 8, pp. 3-11).

1938. — Zwei Probleme betreffs der hormonalen Lokalisation im Insektenkopf. (*Kunzl. Fysiogr. Sällsk. Handl.*, **49**, 16, pp. 3-17).
1939. — Hormones in Invertebrates. (Oxford Clarendon Press, pp. 1-198).
- 1940 a. — Die chromatophoraktivierende Substanz des Insektenkopfes. (*Kunzl. Fysiogr. Sällsk. Handl.*, **51**, 12, pp. 3-20).
- 1940 b. — Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. (*Kunzl. Svensk. Vetensk. Handl.*, **18**, 8).
1941. — Einige Parallelen im Bau und in der Herkunft der inkretorischen Organe der Arthropoden und der Vertebraten. (*Kunzl. Fysiogr. Sällsk. Handl.*, **52**).
1943. — Der Lobus dorsomedialis von *Lygaeus equestris*. (*Lunds Univ. Arsskr.*, **38**, 8, pp. 3-12).
1953. — Neurosecretory pathways in the head of Crustaceans, Insects and Vertebrates. (*Nature*, **171**, pp. 72-75).
- 1954 a. HARKER. — Diurnal rhythms in *Periplaneta americana* L. (*Nature*, **173**, p. 689).
- 1954 b. — Control of diurnal rhythms of activity in *Periplaneta americana* L. (*Nature*, **175**, p. 733).
1948. HELLER (H.) et SMITH (B.). — The water-balance principle of Crustacean eyestalk extracts. (*Jour. exp. Biol.*, **25**, pp. 388-393).
- 1936 a. JANDA (V.). — Sur les changements de coloration de l'épiderme transplanté et des fragments du corps artificiellement réunis de *Dixippus morosus* (Br. et Redt.). (*Bull. Acad. Sc. Bohème*, 1-4).
- 1936 b. — Über den Farbwechsel transplantierter Hautstücke und künstlich verbundener Körperfragmente bei *Dixippus morosus*. (*Zool. Anz.*, **115**).
1954. JOLY (L.). — Résultats d'implantations systématiques de *corpora allata* à de jeunes larves de *Locusta migratoria* L. (*C. R. Soc. Biol.*, **148**, pp. 579-583).
1955. — Analyse du fonctionnement des *corpora allata* chez la larve de *Locusta migratoria* L. (*C. R. Soc. Biol.*, **149**, pp. 584-587).
1945. JOLY (P.). — La fonction ovarienne et son contrôle chez les Dytiscides. (*Arch. Zool. exp. gén.*, **84**, pp. 49-164).
1949. — Déterminisme endocrine de la pigmentation chez *Locusta migratoria* L.. (*C. R. Soc. Biol.*, **145**, pp. 1362-1364).
1952. — Déterminisme de la pigmentation chez *Acrida turrita* L. (Insecte orthoptéroïde). (*C. R. Acad. Sc.*, **235**, pp. 1054-1056).
1953. — Résultats de greffes de *corpora allata* chez *Locusta migratoria* L. (*Ann. Sc. Nat.*, **15**, pp. 331-345).
1938. KALMUS. — Tagesperiodisch verlaufenden Vorgänge an der Stabheuschrecke (*Dixippus morosus*) und ihre experimentelle Beeinflussung. (*Z. vergl. Physiol.*, **25**).
1937. KLEINHOLTZ (L. H.). — Studies in the pigmentary system of Crustacea. I. Color changes and diurnal rhythm in *Ligia baudiniana*. (*Biol. Bull.*, **72**, p. 24).
1938. KLEINHOLTZ (L. H.) et KNOWLES (F. G. W.). — Studies in the pigment system of Crustacea. Unitary versus multiple hormone hypothesis of control. (*Biol. Bull.*, **75**, pp. 266-273).

1939. KNOWLES (F. G. W.). — The control of white reflecting chromatophores in Crustacea. (*Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **17**, pp. 174-182).
1951. — Hormone production within the nervous system of a Crustacean. (*Nature*, **167**, pp. 564-565).
1952. — Pigment movements after sinus-gland removal in *Leander adspersus*, (*Physiol. Comp. Œcol.*, **11**, 4, pp. 289-296).
- 1953 a. — Neurosecretory pathways in the Prawn, *Leander serratus*. (*Nature*, **171**, p. 131).
- 1953 b. — Endocrine activity in the Crustacean nervous system. (*Proceed. Roy. Soc.*, **141**, pp. 248-267).
- 1955 a. KNOWLES (F. G. W.), CARLISLE (D. B.) et DUPONT-RAABE (M.). — Studies on pigment activating substances in animals; I. The separation by paper electrophoresis of chromactivating substances in Arthropods. (*J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **34**, pp. 611-635).
- 1955 b. — Inactivation enzymatique d'une substance chromactive des Insectes et des Crustacés. (*C. R. Acad. Sc.*, **242**, pp. 825).
1948. KOLLER (G.). — Rhythmische Bewegung und hormonale Steuerung bei den malpighischen Gefässen der Insekten. (*Biol. Zentralbl.*, **67**, pp. 201-211).
- 1954 a. — Zur Frage der hormonalen Steuerung bei rhythmischen Eingeweidebewegungen von Insekten. (*Verh. Dtsch. Zool.*, **27**, pp. 417-422).
- 1954 b. — Vergleichende Physiologie der Hormonwirkungen. (*Colloquium der Gesellschaft f. physiol. Chemie*, **5**, pp. 1-46).
1930. KOLLER (G.) et MEYER (E.). — Versuche über den Wirkungsbereich von Farbwechselhormonen. (*Biol. Zentralbl.*, **50**, p. 759).
1949. KOPENEC (A.). — Farbwechsel der Larve von *Corethra plumicornis*. (*Z. f. vergl. Physiol.*, **31**, 4).
1913. KÜHNLE. — Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn, die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurm (*Forficula auricularia* L.). (*Z. f. Naturwiss.* **50**).
1948. LEVINSON (L. B.) et PLATANOVA (G. N.) (en russe). — Les cellules neuro-sécrétrices de l'abeille mellifère. (*Dokl. Akad. Nauk. U.R.S.S.*, **60**, 1, pp. 129-132).
- 1955 a. L'HELIAS (C.). — Recherches préliminaires sur les hormones du cerveau et du complexe post-cérébral des Phasmes *Carausius morosus* et *Cuniculina cuniculina*. (*C. R. Acad. Sc.*, **240**, pp. 1141-1143).
- 1955 b. — Recherches sur les hormones du complexe post-cérébral chez *Carausius morosus*. (*C. R. Acad. Sc.*, **241**, pp. 770-772).
1851. LEYDIG (F.). — Anatomisches und histologisches über die Larve von *Corethra plumicornis*. (*Z. f. wiss. Zool.*, **3**, pp. 435-451).
1953. LHOSTE (J.). — Données histophysiologiques sur les cellules neuro-sécrétrices céphaliques et le complexe rétro-cérébral de *Forficula auricularia* L. (*Arch. Zool. exp. gén.*, **89**, N. R., pp. 169-183).
1929. MARTINI (E.) et ACHUNDOW (J.). — Versuche über Farbanpassung bei Culi-ciden. (*Zool. Anz.*, **81**, pp. 25-44).
1952. MEDNIKOVA (M. V.) (en russe). — Les glandes endocrines *corpora allata* et *corpora cardiaca* des moustiques (Culicidés). (*Journ. Zool.*, *U.R.S.S.*, **31**, 5, pp. 676-685).
1942. NYST (R. H.). — Structure et rapports du système nerveux, du vaisseau

- dorsal et des annexes cardiaques chez *Dixippus morosus* Br. (*Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **83**, 2, pp. 150-164).
1918. PANTEL (J.) et SINETY (R. de). — Réaction chromatique de quelques Phasmides. (*Bull. Sc. Fr. Belg.*, **52**).
1942. PESSON (P.). — Sur la présence de cellules à aspect sécréteur dans le protocérébron des femelles de Coccides. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **67**, pp. 56-58).
1936. PFLUGFELDER (O.). — Vergleichend-anatomische, experimentelle und embryologische Untersuchungen über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Rhynchoten. (*Zoologica*, **34**, 1-102).
1937. — Bau, Entwicklung und Funktion der *corpora allata* und *cardiaca* von *Dixippus morosus* Br. (*Z. f. wiss. Zool.*, **149**, pp. 477-512).
- 1938 a. — Weitere experimentelle Untersuchungen über die Funktion der *corpora allata* von *Dixippus morosus* Br. (*Z. f. wiss. Zool.*, **15**, pp. 149-191).
- 1938 b. — Farbveränderungen und Gewebsentartigen nach Nervendurchschneidung und Extirpation der *Corpora allata* von *Dixippus morosus* Br. (*Verh. deuts. Zool. Ges.* **40**, pp. 127-137).
1939. — Wechselwirkungen von Drüsen innerer Sekretion bei *Dixippus morosus* Br. (*Z. f. wiss. Zool.*, **152**, pp. 384-408).
1940. — Austausch verschieden alter *Corpora allata* bei *Dixippus morosus* Br. (*Z. f. wiss. Zool.*, **153**, pp. 108-135).
1947. — Über die Ventraldrüsen und einige andere inkretorische Organe des Insektenkopfes. (*Biol. Zentralbl.*, **66**, pp. 211-235).
1949. — Die Funktion der Pericardialdrüsen der Insekten. (*Verhandl. deutsch. Zool.*, Mainz).
1946. POSSOMPÈS (B.). — Les glandes endocrines post-cérébrales des Diptères. I. — Étude chez la larve de *Chironomus plumosus* L. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **71**, pp. 99-109).
1947. — *Ibid.* II. — Étude sommaire des *corpora allata* et des *corpora cardiaca* chez la larve de *Tipula* Sp. (*Ibid.*, **72**, pp. 57-62).
1948. — *Ibid.* III. — Étude chez la larve de *Tabanus* Sp. (*Ibid.*, **73**, pp. 228-235).
1950. — Rôle du cerveau au cours de la métamorphose de *Calliphora erythrocephala* Meig. (*C. R. Acad. Sc.*, **231**, pp. 594-596).
1953. — Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose de *Calliphora erythrocephala* Meig. (*Arch. Zool. exp. gén.*, **89**, 4, pp. 203-364).
1873. POUCHET (G.). — Développement du système trachéen de l'Anophèle (*Corethra plumicornis*). (*Arch. Zool. exp. gén.*, **1**, pp. 217-232).
1941. SCHARER (B.). — Neurosecretion II. — Neurosecretory cells in the central nervous system of Cockroaches. (*Jour. Comp. Neur.*, **74**, pp. 93-108).
1948. — Hormones in Insects. (« The Hormones » Pincus Thimann, K. V. (éditeurs) Acad. Press. New York, pp. 121-158).
1951. — The storage of neurosecretory material in the *corpus cardiacum*. (*Anat. Record*, **III**, 3, pp. 554-555).
- 1952 a. — Ueber neuroendokrine Vorgänge bei Insekten. (*Pflügers Archiv.*, **255**, pp. 154-163).
- 1952 b. — Neurosecretion XI. — The effects of nerve section on the *intercerebralis-cardiacum-allatum* system of the Insect *Leucophaea maderae*. (*Biol. Bull.*, **102**, pp. 261-272).

1953. — Neurosecretion in the Invertebrates. A survey. (*Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **24**, pp. 38-40).
- 1955 a. — Aberrations in the distribution of neurosecretory cells in the suboesophageal ganglion of *Leucophaea maderae* (Blattaria). (*Anat. Record*, **122**, 3, pp. 489-490).
- 1955 b. — « Castration cells » in the central nervous system of an Insect (*Leucophaea maderae*. Blattaria). (*Trans. New York Acad. Sc.*, II, 17, 7, pp. 520-525).
- 1955 c. — Hormones in Invertebrates. (« The Hormones » Pincus Thimann, K. V. (éditeurs) Acad. Press New York, pp. 57-95).
1944. SCHARRE (B.) et SCHARRE (E.). — Neuro-secretion VI. — A comparison between the *intercerebralis-cardiacum-allatum* system of the Insects and the hypothalamo-hypophyseal system of the Vertebrates. (*Biol. Bull.*, **87**, 3, pp. 242-251).
1954. — Hormones produced by neurosecretory cells. (*Proceed. Laurentian Hormone Conference*, 10, pp. 183-232).
1911. SCHLEIP (W.). — Der Farbenwechsel von *Dixippus morosus*. (*Zool. Jahrb.*, **30**, pp. 45-132).
1915. — Über die Frage nach der Beteiligung der Nervensystems beim Farbwechsel von *Dixippus morosus*. (*Zool. Jahrb.*, **35**, pp. 225-232).
1901. SINETY (R. de). — Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. (*La Cellule*, **19**, p. 117).
1952. STUTINSKY (F.). — Étude du complexe rétro-cérébral de quelques Insectes avec l'hématoxyline chromique. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **127**, I, pp. 61-67).
1953. — Mise en évidence d'une substance antidiurétique dans le cerveau et le complexe rétro-cérébral d'une Blatte (*Blabera fusca* Brunn.). (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **78**, 2-3, pp. 202-204).
1947. SUNESON (S.). — Colour change and chromatophore activators in *Idothea*. (*Kungl. Fysiogr. Sällsk. Handl.*, **56**, 5, pp. 1-34).
1947. TEISSIER (G.). — Fonctionnement des chromatophores de la larve de Corèthre. (*C. R. Acad. Sc.*, **225**, pp. 204-205).
1943. THOMSEN (M.). — Effect of *corpus cardiacum* and other Insect organs on the colour-change of the Shrimp, *Leander adspersus*. (*Biol. Meddel.*, **19**, 4, pp. 3-36).
1926. TOUMANOFF (K.). — L'action combinée de l'obscurité et de la température sur la mélanogénèse chez *Dixippus morosus*. (*C. R. Soc. Biol.*, **46**, pp. 565-566).
1953. VANNUCCI (M.). — The function of the *corpora cardiaca* of a Grasshopper. (*Dusenica*, IV, 5-6, pp. 439-442).
1866. WEISMANN (A.). — Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*. (*Z. f. wiss. Zool.*, **16**, pp. 45-127).
1886. VIALLANES (H.). — La structure du cerveau des Orthoptères. (*Bull. Soc. Philomat.*, 11).
1934. WIGGLESWORTH (V. B.). — The physiology of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). II Factors controlling moulting and metamorphosis. (*Quart. Jour. Micr. Sc.*, **77**, pp. 191-222).
1936. — The function of the *corpus allatum* in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). (*Quart. Jour. Micr. Sc.*, **79**, pp. 91-121).
1938. — The principles of Insect physiology. (London, New York).

1953. — Neurosecretion and the *corpus cardiacum* of Insects. (*Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **24**, pp. 41-45).
 1946. WILLIAMS (C. M.). — Physiology of Insect diapause : the role of the brain in the production and termination of pupal dormancy in the giant silkworm, *Platysamia cecropia*. (*Biol. Bull.*, **90**, pp. 234-243).
 1947. — *Ibid.* II. Interaction between the pupal brain and prothoracic glands in the metamorphosis of the giant silkworm, *Platysamia cecropia*. (*Biol. Bull.*, **93**, pp. 89-98).
 1924. ZAWARZIN (A.). — Histologische Studien über Insekten. V. Über die histologische Beschaffenheit des unpaaren ventralen Nerven der Insekten. (*Z. f. wiss. Zool.*, **122**, pp. 97-115).
-

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

L'adaptation chromatique chez *Carausius morosus*. 1 : livrée diurne ; 2 : livrée intermédiaire ; 3 : livrée nocturne.

PLANCHE II

Anatomie interne du cerveau du Phasme. *Carausius morosus*, femelle en ponte. Bouin, trichrome de Masson. Microphotographies reproduisant les coupes tangentielles dorso-ventrales les plus caractéristiques (de haut en bas et de gauche à droite).

cal. C. P. : calice des corps pédonculés ; *C. C.* : corps central ; *Deutoc.* : deutocérébron ; *gd. n. pl.* : grand neurone plasmatique ; *gd. n. Tritoc.* : grand neurone tritocérébral ; *l. lat. Protoc. m.* : lobe latéral du protocérébron moyen ; *l. Protoc.* : lobe protocérébral ; *n. c. c. I* : *nervi corporis cardiaci* I ; *n. chr. I, II* : neurones chromatiques I et II ; *nj. ant.* : nerf antennaire ; *nj. tég.* : nerf tégumentaire ; *n. secr. lat.* : cellules neuro-sécrétrices d'origine des *nervi corporis cardiaci* II ; *n. secr. pars int.* : cellules neuro-sécrétrices d'origine des *nervi corporis cardiaci* I ; *pt. Protoc.* : pont protocérébral ; *ti. C. P.* : tige des corps pédonculés ; *tr. chias.* : tractus chiasmatique ; *Tritoc.* : tritocérébron ; *tr. olf.-gl.* : tractus olfactorio-globulaire ; *tub. ac. C. P.* : tubercule accessoire des corps pédonculés ; *tub. m. C. P.* : tubercule médian des corps pédonculés ; *tub. p. C. P.* : tubercule postérieur des corps pédonculés.

PLANCHE III

- FIG. 1. — Coupe tangentielle du cerveau chez *Clitumnus extradentatus*. Les éléments neuro-sécréteurs de la *pars intercerebralis* se reconnaissent à la chromophilie marquée de leur cytoplasme. Femelle adulte. Bouin, trichrome de Masson.
- FIG. 2. — Coupe tangentielle de la *pars intercerebralis* chez *Carausius morosus* ; femelle en ponte. Les grains de sécrétion sont peu nombreux dans les corps cellulaires ; on peut observer leur présence dans la partie proximale des *nervi corporis cardiaci* I. Bouin, azan.
- FIG. 3. — Coupe tangentielle de la *pars intercerebralis* chez *Clitumnus extradentatus* ; femelle en ponte. Les produits de sécrétion sont extrêmement abondants. Bouin, azan.
- FIG. 4. — Différentes étapes de l'activité sécrétoire cellulaire dans les éléments de la *pars intercerebralis*. *Clitumnus extradentatus*, femelle en ponte. 1° Apparition de rares granules ; 2° Le cytoplasme est totalement rempli de granules de grande taille ; 3° Disparition des grains de sécrétion et apparition de larges vacuoles.
- FIG. 5. — Cheminement des produits de sécrétion le long des axones qui vont constituer les *nervi corporis cardiaci* I. *Clitumnus extradentatus*, femelle en ponte. Bouin, azan.

PLANCHE IV

- FIG. 1. — Les principaux types cellulaires des centres cérébraux : éléments trachéens, éléments névrogliaux, éléments nerveux : cellules chromatiques, neurones de taille moyenne. *Carausius morosus*, femelle en ponte. Bouin, trichrome de Masson.
- FIG. 2. — Grands neurones d'origine du tractus chiasmatique, situés au voisinage des cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis*, antéro-latéralement à celle-ci. On observe nettement l'important tractus olfactorio-globulaire issu des calices des corps pédonculés. *Carausius morosus*, femelle en ponte. Bouin, trichrome de Masson.
- FIG. 3. — Grands neurones plasmatiques tritocérébraux. *Carausius morosus*, femelle en ponte. Bouin, trichrome de Masson.
- FIG. 4. — Grands neurones plasmatiques de la partie ventro-latérale des lobes protocérébraux. *Carausius morosus*, femelle en ponte. Bouin, trichrome de Masson.
- FIG. 5. — Noyaux gliaux géants. *Carausius morosus*, femelle en ponte. Bouin, trichrome de Masson.
- FIG. 6. — Cellules chromatiques entourant les calices des corps pédonculés ; certaines d'entre elles ont un noyau normal, d'autres un noyau à la chromatine fortement contractée. *Carausius morosus*, femelle en ponte. Bouin, trichrome de Masson.

(Toutes les microphotographies de la planche sont au même grossissement).

PLANCHE V

- FIG. 1. — Coloration mitochondriale. Grands neurones plasmatiques situés au voisinage de la *pars intercerebralis* : chondriome abondant et chromophile, aspect réticulé du cytoplasme. Cellules chromatiques : chondriome peu abondant. *Carausius morosus*, femelle en ponte. Helly postchromé, fuchsine d'Altmann.
- FIG. 2. — Coloration mitochondriale. Cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis* : chondriome abondant et chromophile. Cellules névrogliales de l'enveloppe du cerveau : chondriome particulièrement riche. *Clitumnus extradentatus*, femelle en ponte. Helly postchromé, fuchsine d'Altmann.
- FIG. 3. — Cellules d'origine des *nervi corporis cardiaci* II. Les produits de sécrétion ne sont pas conservés après fixation « topographique » ; après utilisation de la même technique, chez le même animal, les produits de sécrétion de la *pars intercerebralis* sont parfaitement conservés (voir microphoto. 3, pl. III). *Clitumnus extradentatus*, femelle en ponte. Bouin, trichrome de Masson.
- FIG. 4. — Cellules d'origine des *nervi corporis cardiaci* II. Les produits de sécrétion apparaissent nettement après utilisation d'une technique cytologique. *Carausius morosus*, femelle en ponte. Helly postchromé, fuchsine d'Altmann.
- FIG. 5. — Neuro-sécrétion tritocérébrale. Nombreuses flaques chromophiles réparties dans la région fibreuse du tritocérébron. *Clitumnus extradentatus*, femelle en ponte. Champy, hématoxyline ferrique.
- FIG. 6. — Neuro-sécrétion tritocérébrale. Grand neurone tritocérébral contenant quelques inclusions cytoplasmiques ; le noyau, probablement sécréteur, est fortement échancré et contient des inclusions chromophiles. *Carausius morosus*, femelle en ponte. Helly postchromé, fuchsine d'Altmann.
- FIG. 7. — Neuro-sécrétion tritocérébrale. Trainées moniliformes accolées au bord externe de fibres d'un diamètre assez large. *Clitumnus extradentatus*, femelle en ponte. Champy, hématoxyline ferrique.

PLANCHE VI

- FIG. 1. — Vue d'ensemble du *corpus cardiacum* chez une femelle adulte fraîchement muée. Les produits de sécrétion sont présents en grande abondance dans les cellules fondamentales des *corpora cardiaca*, dans la zone dépourvue de noyaux et en bordure de la lumière aortique. *Carausius morosus*. Coupe tangentielle. Picroformol, hématoxyline chromique.
- FIG. 2. — Détail des *corpora cardiaca* chez une femelle en ponte. Les produits de sécrétion semblent avoir totalement disparu. On peut observer en bas et à gauche la présence de deux grandes cellules nerveuses. *Carausius morosus*. Bouin, azan.
- FIG. 3. — Détail des *corpora cardiaca* chez une femelle en ponte. Technique topographique. Aspect lacunaire ; les produits de sécrétion semblent avoir totalement disparu. On peut observer les différentes zones caractéristiques des *corpora cardiaca*. *c. fond.* : cellules fondamentales de la zone I ; *n. chr.* : noyaux chromophiles ; *n.c.c.* : *nervi corporis cardiaci* (zone 3) ; *Z. 2* : zone 2, formations dépourvues de noyaux ; *Z. 4* : zone 4, flaques péri-aortiques. *Clitumnus extradentatus*. Bouin, azan.
- FIG. 4. — Détail des *corpora cardiaca* chez une femelle en ponte. Picroformol, hématoxyline chromique. Les produits de sécrétion semblent avoir disparu ; seules subsistent quelques petites flaques accolées à l'extrémité péri-aortique des *nervi corporis cardiaci* (en bas et à gauche). *Carausius morosus*.
- FIG. 5. — Détail des *corpora cardiaca* chez une femelle en ponte après l'utilisation d'une technique cytologique. Les produits de sécrétion sont conservés ; on note leur présence dans les cellules fondamentales des *corpora cardiaca*, dans la zone dépourvue de noyaux et dans la région péri-aortique. *Carausius morosus*. Helly postchromé, fuchsine d'Altmann.

PLANCHE VII

Anatomie interne du ganglion sous-cesophagien du Phasme. *Carausius morosus*, femelle en ponte. Microphotographies reproduisant les coupes tangentielles dorso-ventrales les plus caractéristiques (de haut en bas et de gauche à droite). Bouin, trichrome de Masson.

col. p.-ces. : collier péri-cesophagien ; *con. ch. n. vent.* : connectif de la chaîne nerveuse ventrale ; *gd. n. lat. vent.* : grand neurone latéro-ventral ; *gd. n. méd. dors.* : grand neurone médian dorsal ; *n. secr.* : neurone sécréteur ; *nf. md.* : nerf mandibulaire ; *nf. méd.* : nerf médian ; *nf. mx.* : nerf maxillaire.

PLANCHE VIII

- FIG. 1 et 2. — Présence de flaques chromophiles dans le collier péri-cesophagien et dans la partie fibreuse antéro-latérale du ganglion sous-cesophagien. *Carausius morosus*, femelle en ponte. Helly postchromé, fuchsine d'Altmann.
- FIG. 3. — Neurones de la partie postéro-ventrale du ganglion sous-cesophagien. L'un d'entre eux contient une volumineuse flaque cytoplasmique et quelques flaques nucléaires, indiquées par les flèches. *Carausius morosus*, femelle en ponte. Helly postchromé, fuchsine d'Altmann.

Fig. 4. — Grands neurones du ganglion sous-œsophagien. Certains d'entre eux ont un cytoplasme homogène, d'autres un cytoplasme fortement lacunaire. *Carausius morosus*, femelle en ponte. Helly post-chromé, fuchsine d'Altmann.

PLANCHE IX

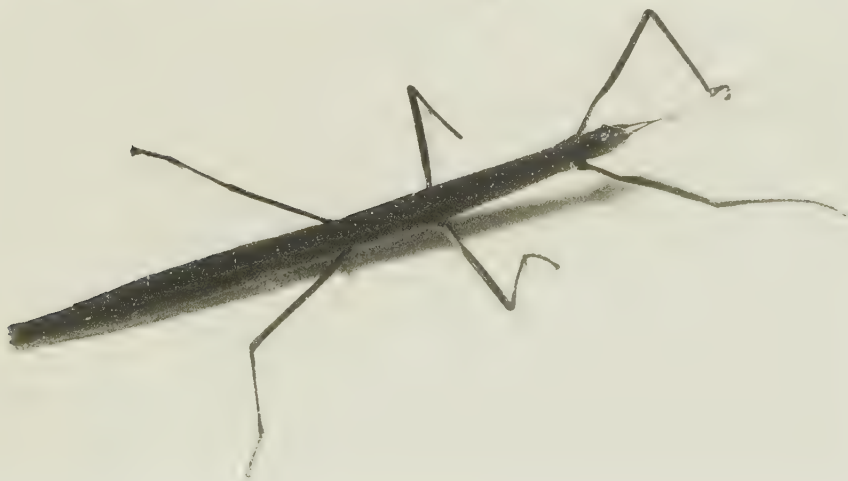
L'adaptation chromatique chez la larve de la Corèthre. Microphotographies des principaux stades chromatiques allant de l'adaptation à un fond noir (5) à l'adaptation à un fond blanc éclairé (1). Les stades I- et I-- s'observent après un séjour prolongé sur un fond blanc éclairé. *a* : chromatophores du stade 3 ; on peut observer par endroits l'existence de minces travées pigmentaires les reliant les uns aux autres. *b* : les réactions des chromatophores des régions latérales du flotteur sont parfois plus rapides que celles des chromatophores de la région centrale ; les stades des chromatophores sont ici respectivement de 2 et 4.



1

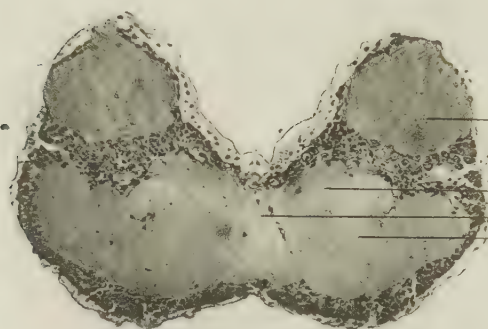


2



3

A. Barry, imp.

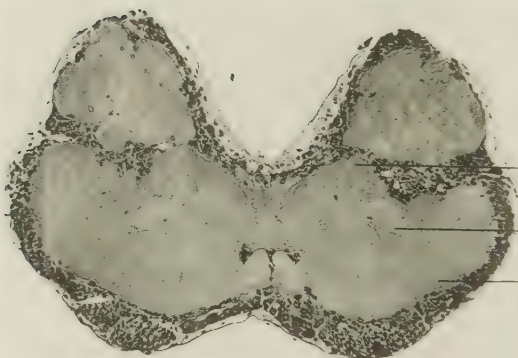
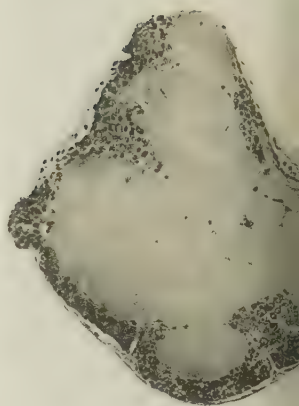


Deutoc.

tub. m. C. P.

n. c. c. I

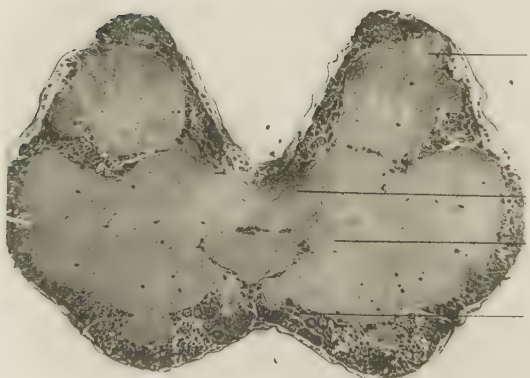
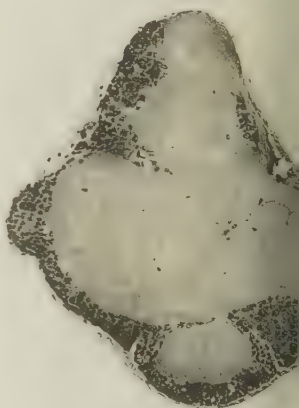
tub. p. C. P.



l. lat. Protoc.
m.

ti. C. P.

l. Protoc.

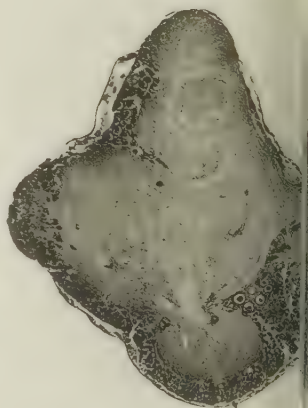


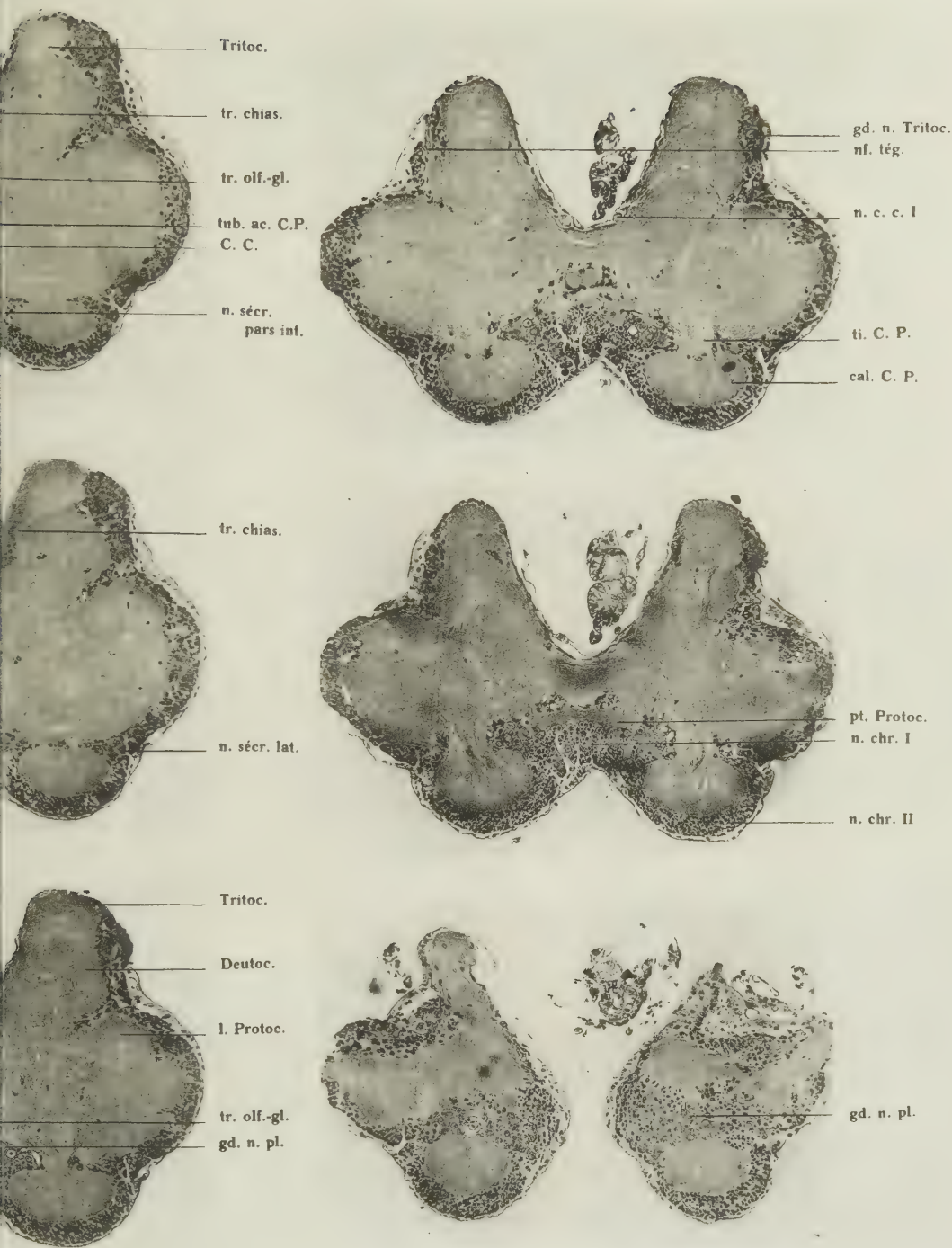
nf. ant

tub. m. C. P.

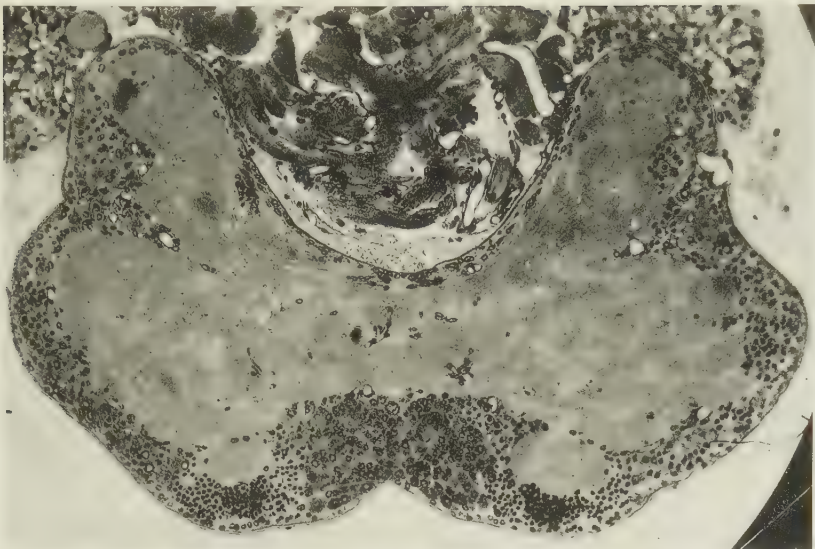
tub. ac. C. P.

n. secr.
pars int.

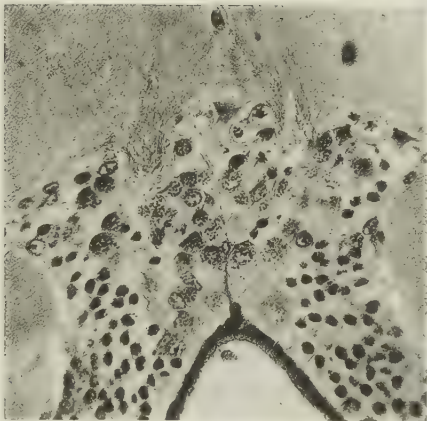




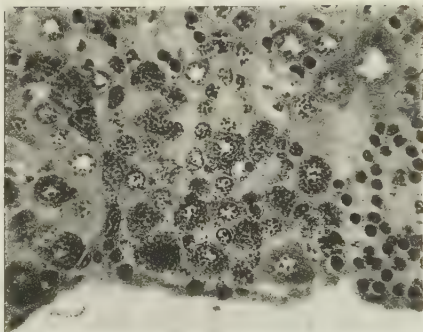
A. Barry, imp.



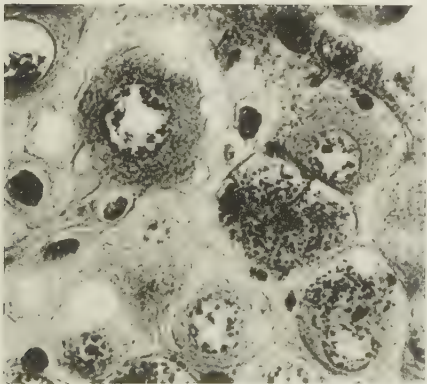
1



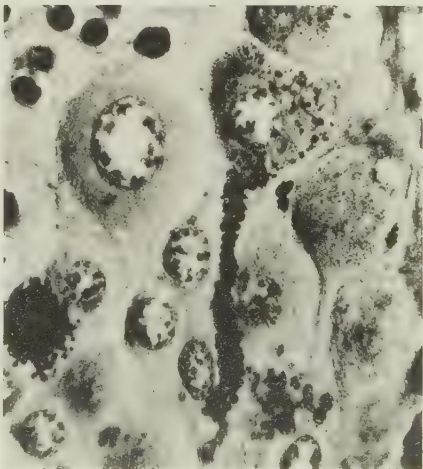
2



3



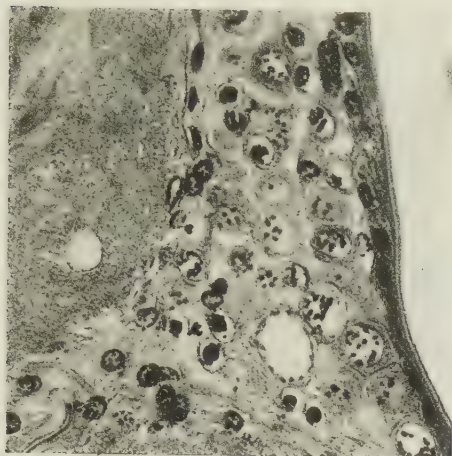
4



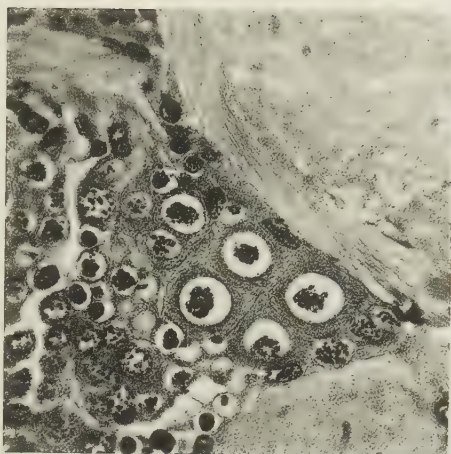
5

A. Barry, imp.

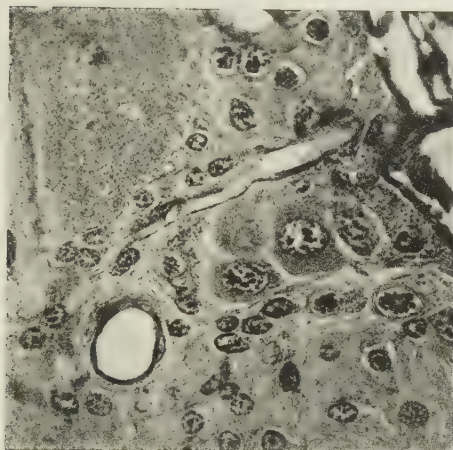
ADAPTATION CHROMATIQUE CHEZ LES INSECTES



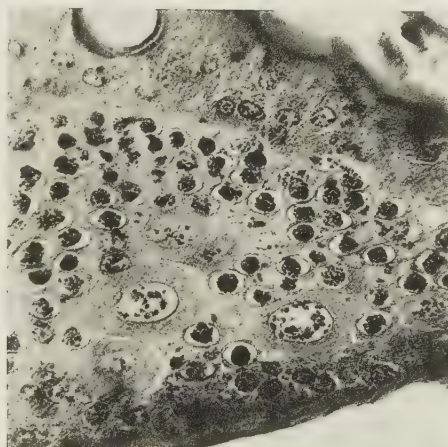
1



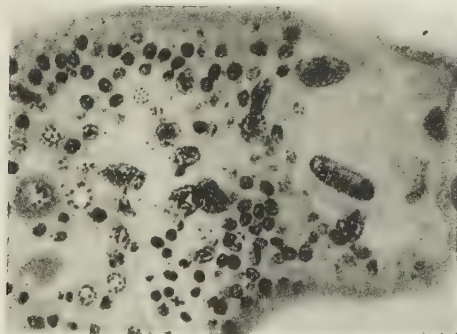
2



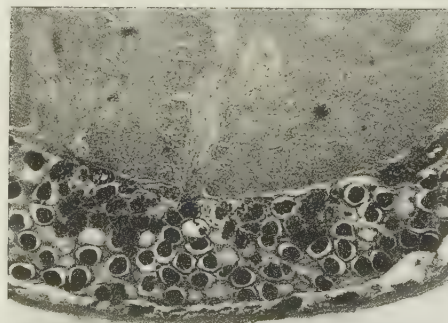
3



4



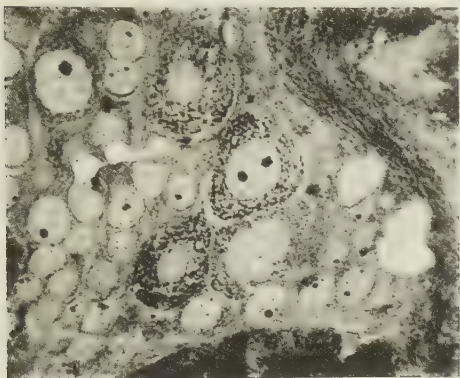
5



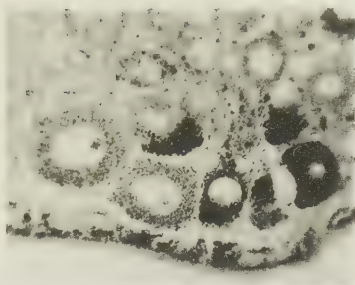
6

A. Barry, imp.

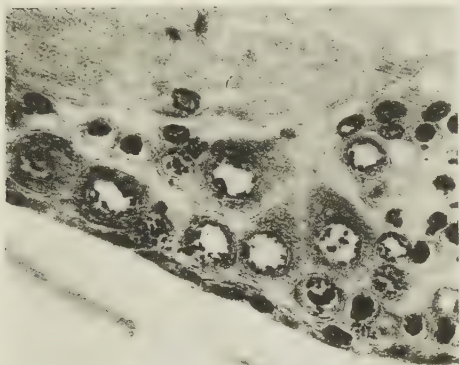
ADAPTATION CHROMATIQUE CHEZ LES INSECTES



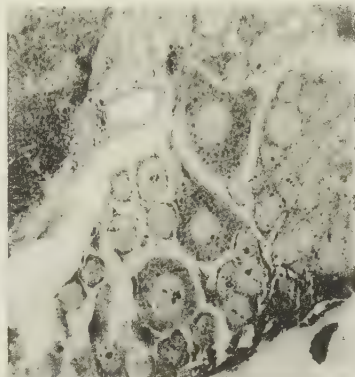
1



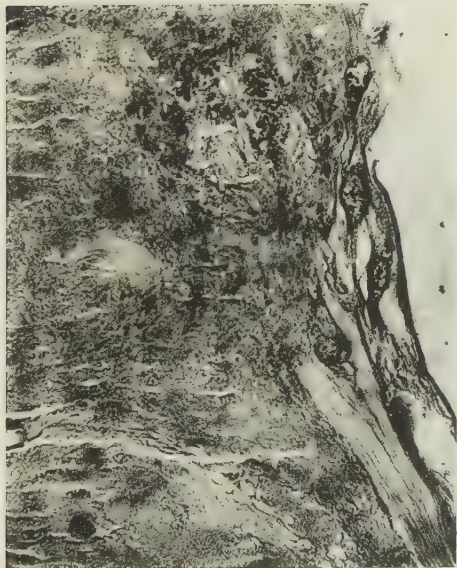
2



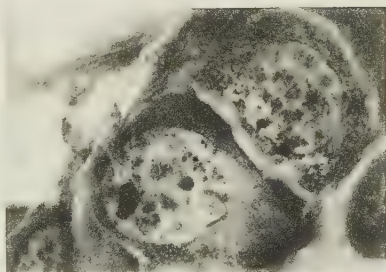
3



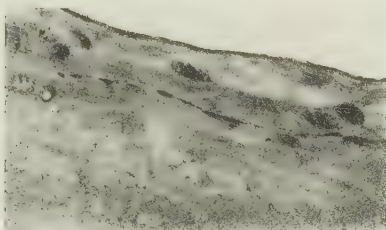
4



5



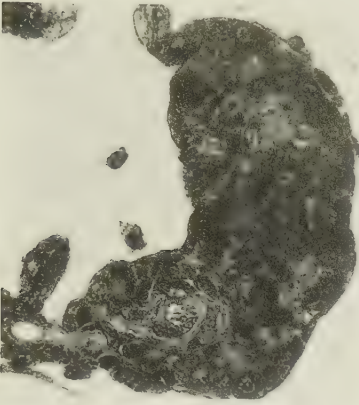
6



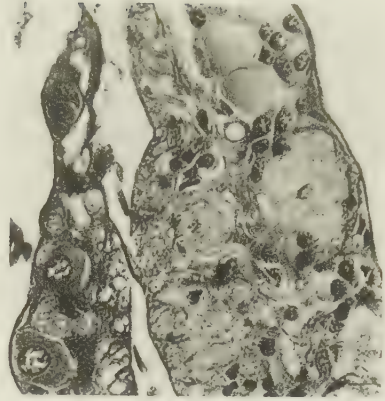
7

A. Barry, imp.

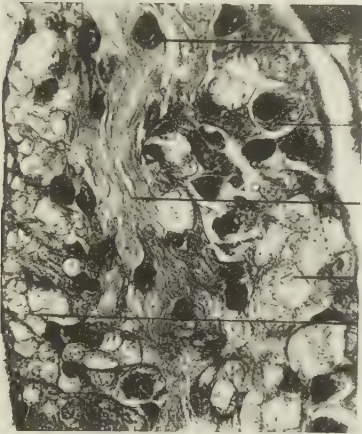
ADAPTATION CHROMATIQUE CHEZ LES INSECTES



1



2



3

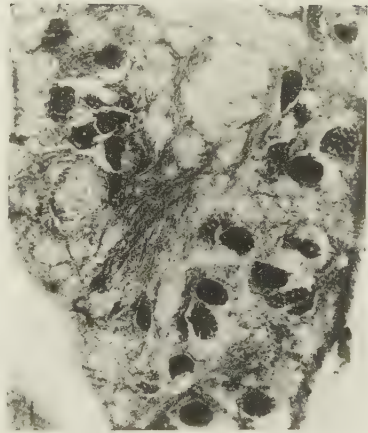
noy. chr.

c. fond.
(Z 1)

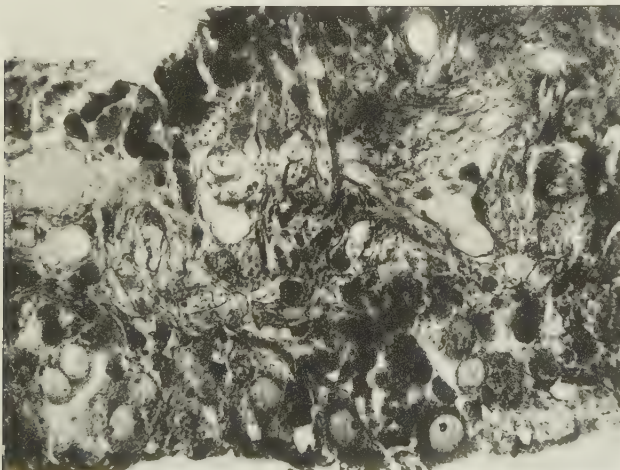
n. c. c. (Z 3)

Z 2

Z 4

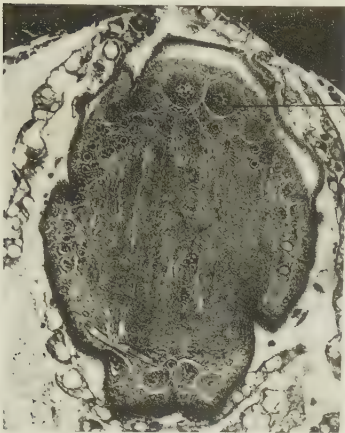


4



5

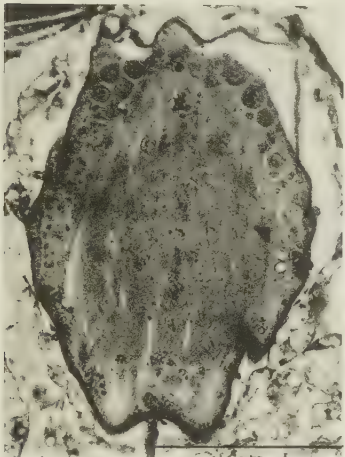
A. Barry, imp.



1



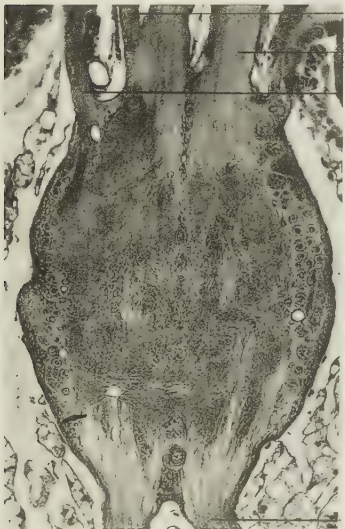
4



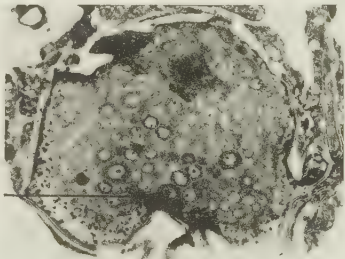
2



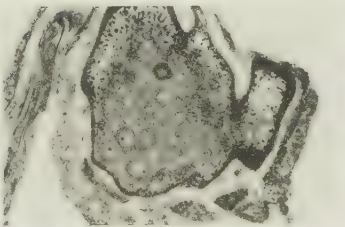
5



3

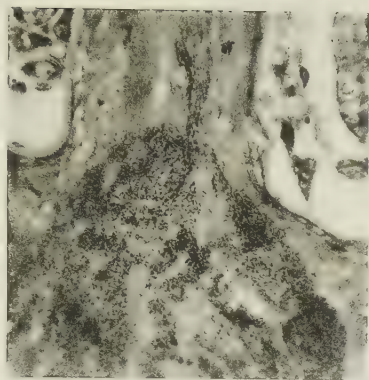


6

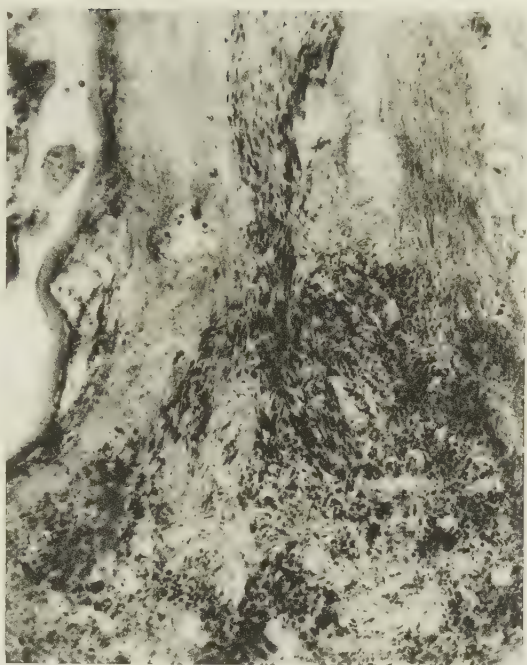


7

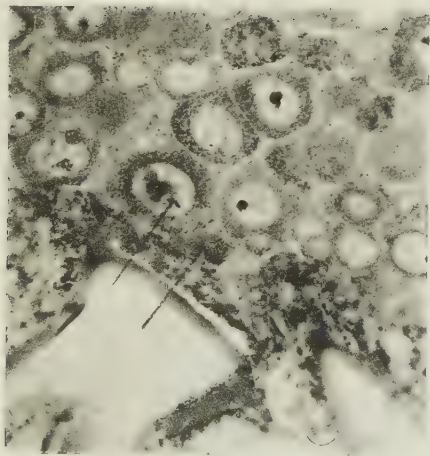
A. Barry, imp.



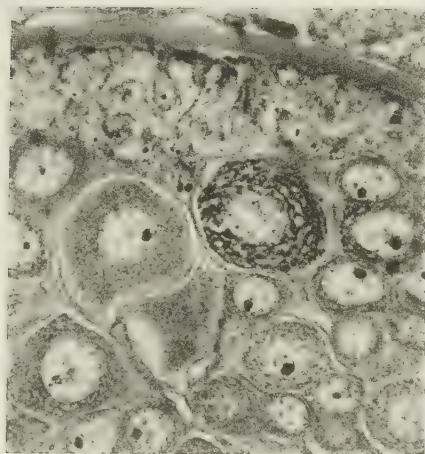
1



2



3



4

A. Barry, imp.

ADAPTATION CHROMATIQUE CHEZ LES INSECTES



A. Barry, imp.

TABLEAUX EXPÉRIMENTAUX

Tableau 1.

DIMINUTION PROGRESSIVE DE LA RÉACTIVITÉ
CHEZ DES ANIMAUX PRIVÉS DE CERVEAU.

N° de l'animal Dose injectée	Ampleur de la réaction aux différents jours suivant l'ablation du cerveau					
	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour	6ème jour	7ème jour
Dose=1/2						
N° 1	5	4(5)	4	4(5)	4	3
2	5	5	5	4(5)	4(5)	3
3	5	5	4(5)	4	4	
4	5	5	4	5	5	3
Dose=1/10						
N° 1	5	5	4,5(5)	4(5)	3	
2	5	5	4,5(5)	5	3,5	
3	5	5	4,5(5)	4	3	2
4	5	5	5	4(5)	3	2

Le chiffre entre parenthèses indique l'état chromatique de l'animal 3 heures après l'injection, dans les cas où l'assombrissement s'est accentué tardivement.

Tableau 3.

ABLATION DES *corpora cardiaca* ET DES *corpora allata*.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux									
		1er jour		2ème jour		3ème jour		4ème jour		5ème jour	
		jour soir		jour soir		jour soir		jour soir		jour soir	
1 à 5	16 h.	1	5		5	1					
6	"	1	5		5	5					
7	10 h.	1	5	1	4	1	4	1	5		
8	"	1	5	1	4	1	2,5	3-2	4,5	4	5
9	"	2	5	2	5	2	5	1,5	5	1	5
10	"	1	5	1	3	1	1	1	1		
11	11 h.		5	1	5	2	5	1	5		
12	"		5	1	3	2	4	2	5		
13	"		5	1	5	1	5	1	5		
14	16 h.		5	2	5		5				
15	"		5	1	5		5				
16	17 h.	1	5	1,5	5		5	1,5	4	1	5
17	"	1	5	1	4,5		5	1,5	4	2	3
18	"	1	4,5	2	5		5	2,5	5	1	5
19	"	1	5	1	5		5	1	5	1	5

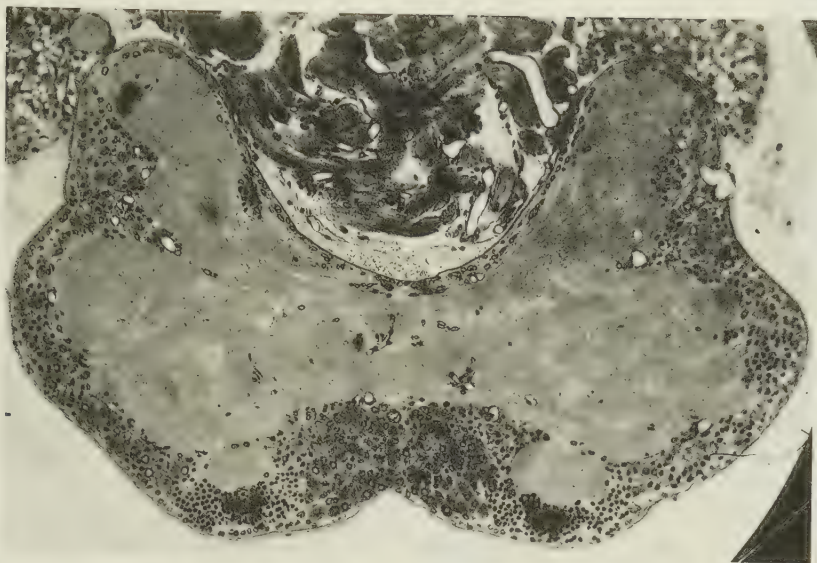
Tableau 4.

ABLATION DES LOBES OPTIQUES.

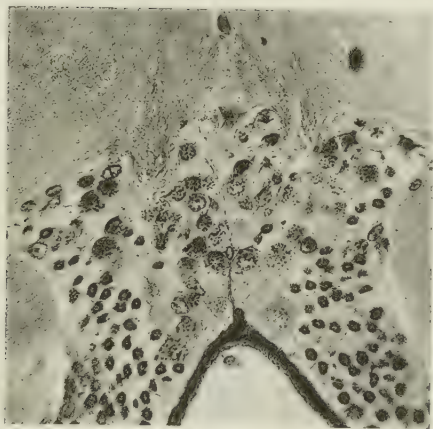
N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux					
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour	
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir	jour soir	
1	22 h.	11 5	1 3	2 2	5-3C		5 A
2	"	1 5	1 3	2 C 2	3 C		2 A
3	"	1 5	4 5	4 C 5 A	5 A		5
4	23 h.		5 4 1	1 C 1	2 C 3 A	1 1 A	
5	"		5 5 1	1 C 5	1 C 5 A	1 2 A	
6	"		5 5 2	2 C 1	1 C 3 A	1 1 A	
7	"		5 5 5	1 C 5	1 C 5 A	1 3 A	
8	"		5 4 2	1 C 5	1 C 5 A	2 3 A	
9	23 h.		3 1 1	1 C 2	1 2 A	1 3	
10	"		4 1 1	1 C 4	1 5 A	2 5	
11	"		4 1 3	1 C 3	2 5 A	2 3	
12	"		4 1 1	1 C 3	1 3 A	2 2	
13	"		5 1 1	1 C 2	1 4 A	1 3	
14	23 h.	1 5	1 5	3 1 A	1 2		2
15	"	1 5	1 5	5 5 A	2 5		3
16	"	1 5	1 1	1 1 A	1 1		1
17	"	1 5	1 5	1 1 A	1 3		1
18	23 h.	1 5	1 5	1 3 A	1 5		4
19	"	1 5	1 5	1 3 A	1 5		5
20	"	1 5	3 5	5 5 A	3 5		5
21	"	1 5	1 5	1 5 A	1 5		5

A : activité ; C : catalepsie.

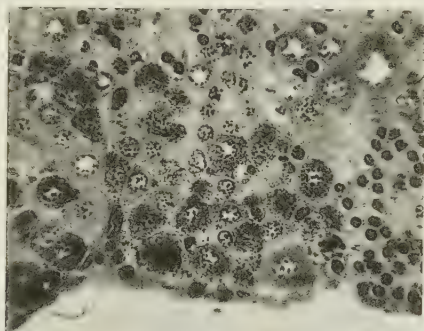
On observe une seule anomalie de la rythmicité du comportement, au 4^e jour chez le 3. Des dissociations du comportement et de la coloration s'observent chez le 3 au 3^e jour ; chez le 14, 15, 17 au 3^e soir ; chez le 9 au 4^e soir ; chez les 2, 4, 5, 6 au 5^e soir.



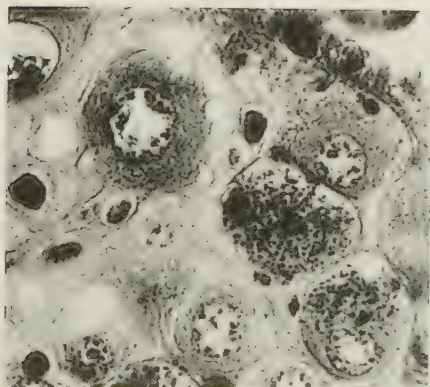
1



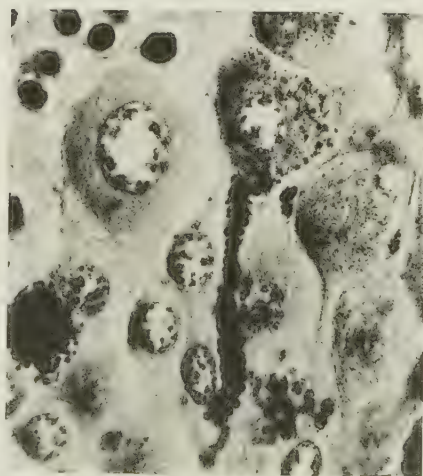
2



3



4



5

A. Barry, imp.

ADAPTATION CHROMATIQUE CHEZ LES INSECTES

Tableau 9.

ACTIVITÉ DE DIFFÉRENTS EXTRAITS INJECTÉS A DES ANIMAUX NORMAUX.

Organe utilisé	Fraction d'organe injectée	Réactions chromatiques des différents animaux injectés				Réaction moyenne
		5	4	3	2 ou 1	
Liquide de Ringer		2		4	23	1,5
Muscle		2		11	3	2,9
Cerveau	1/5	52		5	2	4,7
	1/20	8		1	1	4,5
Lobes optiques	1/2	1	1	1	10	1,7
Corpora cardiaca	1/20		1	5	1	2,9

Tableau 10.

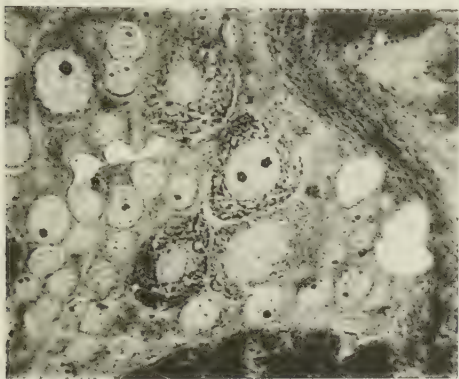
ACTIVITÉ DES DIFFÉRENTS EXTRAITS INJECTÉS A DES ANIMAUX PRIVÉS DE CERVEAU.

Organe utilisé	Fraction d'organe injectée	Réactions chromatiques des différents animaux injectés				Réaction moyenne
		5	4	3	2 ou 1	
Ganglion frontal	1			2	7	1,4
Corpora allata	1 - 1/2			1	14	1,1
Corpora cardiaca	1	9	12	16	3	3,6
Glandes ventrales	1/2				9	1
Glandes péricardiales	1/2				5	1
Lobes optiques	1	1			14	1,2
Cerveau	1/4-1/2	30				5

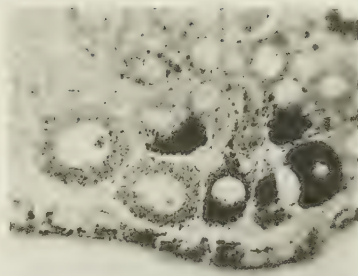
Tableau 11.

ABLATION DE LA *pars intercerebralis* CHEZ *Carausius morosus*
 (LE N° 10, 11, 17, 18, 20 ONT PRÉSENTÉ UNE RÉACTION 5 AU SOIR DU 6^e JOUR.)

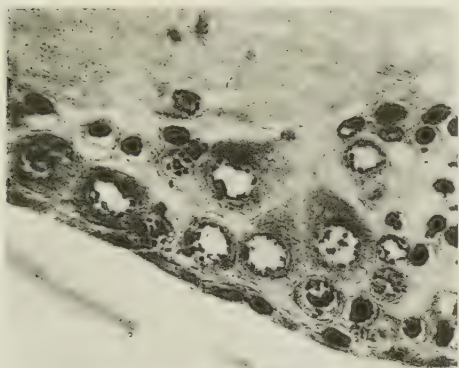
N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux				
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir	jour soir
1	18 h.		1 5	1	1 1,5	
2	"		3 5	3	2 5	2 5
3	"		1 5	1	2 5	2 5
4	"		2 3	1	2 3	3 4
5	"		2 4	2 4	4 5	2 5
6	"		2 2	1 2,5	2 4	2 5
7	"		2 2	1 3	2 5	2 5
8	11 h.	1	1 5	1 5	1 5	1 5
9	"	1	3	1 3	1 2,5	1 2
10	"	5	3	1 1	1 1	1 3
11	"	4	3	4 5	4 4	2 5
12	"	1	5	2 4	2 3	5 5
13	"	1 2	1 5	1 5	1 ?	
14	"	1 5	1 2,5	2 5	3 ?	
15	"	1 2	1 5	1 5	1 ?	
16	"	2 5	2 5	2 4	2 ?	
17	13 h.	2 4	2 5	2 3	3 5	
18	"	1 3	1 1	1 1	1 3	
19	"	1 5	1 5	1 5	1 ?	
20	"	2 3	1 2	1 4	1 3	
21	"	1 4	2 3	2 2	2 1	2
22	"	2 3	1 5	2 5	2 5	2
23	"	2 2	1 2	2 4	2 2	
24	"	2 5	2 4	3 5	2 5	



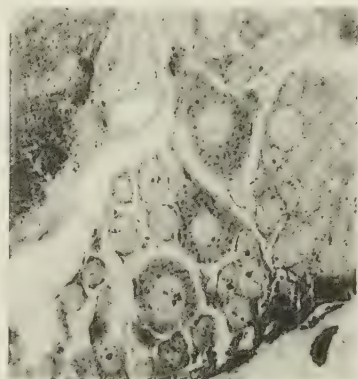
1



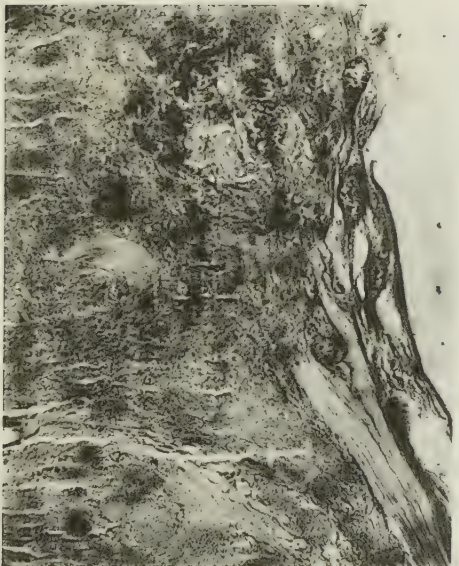
2



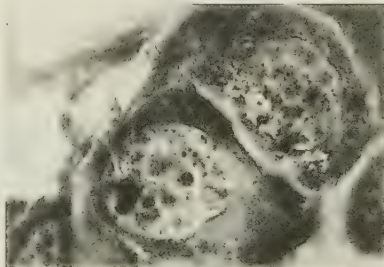
3



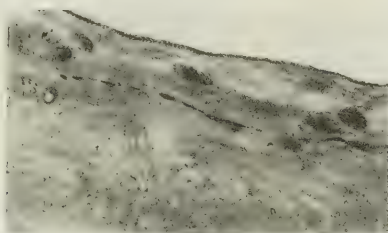
4



5



6



7

A. Barry, imp.

Tableau 14.

ABLATION SIMULTANÉE DE LA *pars intercerebralis* ET DES *corpora cardiaca*
ET *corpora allata* CHEZ *Carausius morosus*.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux			
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir
1	15 h.	1	1 1	1 1	
2	"	1	1 2,5	1 1	
3	"	1	1 1	1 1	
4	"	1	2	1 1	
5	"	2	5	1 1	
6	"	1	4	4 4-2	4-2
7	"	5	1 1		
8	"	4	5 5	5	
9	"	5	4		
10	"	1 4	2 4	4 3	
11	"	3 1	1 1	1 1	
12	"	2 4	2 2	1 1	
13	"	1 1	1 1	3-1 1	

Tableau 15

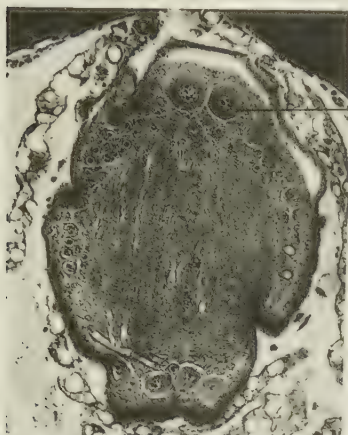
ABLATION SIMULTANÉE DE LA *pars intercerebralis* ET DES *corpora cardiaca*
CHEZ *Chitumnus extradentatus*.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux					
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour	
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir	jour soir	
1	10 h.	1 5	5	3 5	1		
2	"	1 5	5	2 2	1		
3	"	1 5	5	2 5	2 5	2 5	
4	"	1 5	5	2 1	1		
5	"	1 5	5	3 5	5		
6	"	1 5	1 5	1 3,5	1		
7	"	1 5	5 5	2 5	1 4	1 3	
8	"	1 5	3 5	2 4	1 1		
9	"	1 5	1 5	1 4-2	2 3-1	1 1	

Tableau 16.

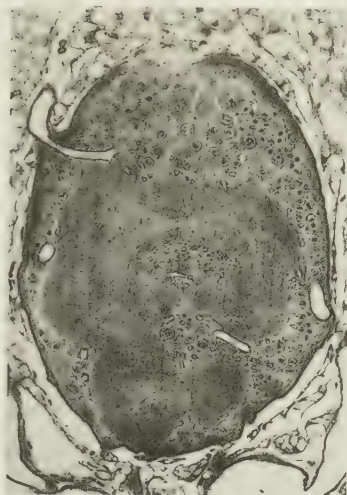
ABLATION DU TRITOCÉRÉBRON ET DE LA PARTIE ANTÉRIEURE DU DEUTOCÉRÉBRON
CHEZ *Carausius morosus*.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux			
		1er jour	2ème jour	3ème jour	
		jour soir	jour soir	jour soir	
1	17 h.	1 5-2	2,5 1	2 3	
2	"	1 2,5	2 1	2 2	
3	16 h.	1 1	1 1	1 1	
4	"	1 1	1 1	1 1	
5	"	1 1	1 1	1 2,5	
6	"	1 1	1 1,5	2 2,5	
7	"	1 1	1 1	1 1	

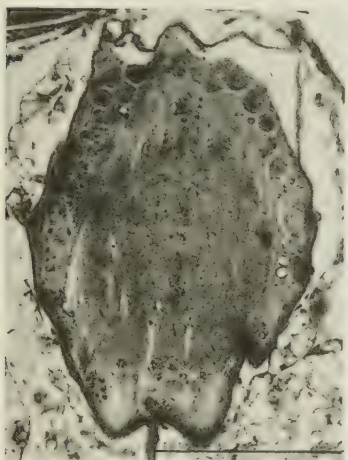


1

tent.
gd. n. méd. dors.



4



2

gd. n. lat. vent.

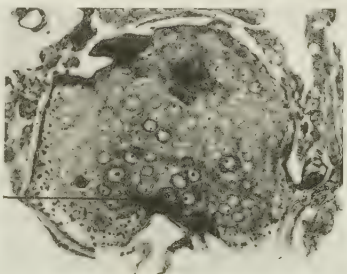


5



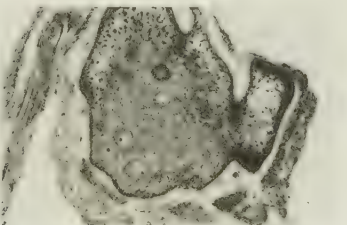
3

nf. md.
col. p-oes.
nf. mx.



6

n. secr.



7

con. ch. n.
n. vent.

A. Barry, imp.

Tableau 20.

AMPLEUR DE L'ASSOMBRISSEMENT POST-OPÉRATOIRE, APRÈS L'ABLATION DU CERVEAU, CHEZ DES ANIMAUX POURVUS ET DÉPOURVUS DE LEURS *corpora cardiaca*.

Etat chromatique de l'opéré	N° de l' animal	Etat chromatique des animaux	
		1 heure après l'opération	2 heures après l'opération
Normal	1	3	2
	2	3,5	4
	3	2	1
	4	4	3,5
	5	2,5	2,5
	6	3	3
	7	2,5	1,5
Privé des <i>corpora cardiaca</i>	1	1,5	1
	2	2	1

Tableau 21.

AMPLEUR DE L'ASSOMBRISSEMENT PROVOQUÉ PAR DES TRAUMATISMES DIVERS,
CHEZ DES ANIMAUX PRIVÉS DE CERVEAU ET CHEZ DES ANIMAUX PRIVÉS DU
CERVEAU ET DES *corpora cardiaca*.

Etat de l'animal — Nature du traumatisme	N° de l' animal	Etat chromatique des animaux	
		1 heure après l'intervention	2 heures après l'intervention
<u>Privé de cerveau :</u> froid appliqué sur l'abdomen	1 à 4	1	1
ligature mésotho- racique	1	2,5	2
	2	3	2
	3	1	1
ouverture d'un volet : dans le tégument dor- sal du mésothorax	1 à 3	3,5	3,5
<u>Privé du cerveau et des corpora cardiaca</u> ouverture d'un volet dans le tégument dorsal du mésothorax	1	1,5	1,5
	2	3,5	2,5
	3	2	1,5
	4	3,5	3,5
	5	3	3
	6	2,5	2,5
	7	2	2,5

Tableau 22.

ABLATION DES TISSUS SITUÉS EN AVANT DU GANGLION FRONTAL ET DORSALEMENT
A LUI.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux			
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir
1	16 h.	1 5	5 5	3 5	2 5
2	"	5 5	5 5	5 5	3 5
3	"	1 5	2 5	1 5	1 5
4	"	5 5	3 5	5 5	3 5
5	"	1 5	1 2	1 5	1 3

Tableau 22'.

ABLATION DU GANGLION FRONTAL ET DES TISSUS SITUÉS EN AVANT ET DORSALEMENT
A LUI — SECTION DES NERFS ANTENNAIRES.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux			
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir
1	10 h.	5	2 5	4	
2	"	2	1 5	4	
3	"	5	1 5	5	
4	18 h.	1 5	5 5	5 5-3	2 5-3
5	"	1 5	5 5	4 5-3	5-3-1 5-3-1
6	"	1 5	5 5	3 5-1	5-2 5-3

Tableau 23.

ABLATION DE LA COMMISSURE TRITOCÉRÉBRALE.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux				
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir	jour soir
1	14 h.	1	1 5	1 3	1 2	1 3-1
2	"	2	1 5	2 4	5-1 4	1 2
3	"	4	1 5	2 4-1	5-1 2	1 4
4	23 h.	1	2 5	5 5	5	5 5
5	"	1	2 5	1 5	3	2 5
6	"		2	4 5	5 5	5
7	"		3	3 4-1	5-1 5-1	4
8	"		3	4 5	5 5	5
9	"		5 5	5 5	5	5 5
10	"		1 1	1 1	1	2 5-1

Les animaux n° 6, 7, 8 ont subi simultanément l'ablation des pièces buccales.

Les animaux n° 9 et 10 ont subi simultanément une ablation des nerfs mandibulaires.

Tableau 24.

ABLATION DES *nervi corporis cardiaci* III.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux				
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir	jour soir
1	19 h.		1 5	3 5	2	2 5

Tableau 25.

SECTION DISTALE DU COLLIER PÉRI-ESOPHAGIEN — SECTION DES NERFS MANDIBULAIRES, MAXILLAIRES ET HYPOPHARYNGIENS.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux									
		1er jour		2ème jour		3ème jour		4ème jour		5ème jour	
		jour soir		jour soir		jour soir		jour soir		jour soir	
1	17 h.	1	2	1	1	3-1		2			
2	"	1	2	1	1	1		1			
3	"	2	2	1	1	1		1			
4	"	1	2	1	1						
5	11 h.	1	1	1	1			1			
6	"	2	1	1	1	1					
7	"	1	1	1	1	1		1	1	1	1
8	"	1	1	1	1	1		1		1	1
9	"	1	1	1	1	1		1		1	1
10	19 h.	1	1	1	1	1	1	1	1		
11	"	2	1	1	1	1	1	1	1		
12	"	1	1	1	1	1					
13	"	1	1	1	1	2	1	1	1		
14	23 h.			1	1	1	1	1			1
15	"			2	1	1	1	1			2,5
16	"			1	1	1	1	1			1
17	22 h.	1		1	2	1		1	1	1	1
18	"	1		1,5	1,5	1		1	1	1	1
19	"	1		1	1	1		1	1	1	1

Les troncs trachéens D ont été intégralement respectés chez les sujets n° 18 et 19.

Tableau 26.

SECTION DISTALE DU COLLIER PÉRI-ESOPHAGIEN — SECTION DES NERFS MANDIBULAIRES.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux				
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir	jour soir
1	16 h.	2,5 3-1	1 1,5	1,5 1	1 1	1 1
2	"	2,5 3	1,5	1,5 1,5	2 2	2 1,5
3	"	4 3-1	1,5	1,5 1	1 1	1 1,5
4	"	2 4	1	1 1	1 1	1 1

Les troncs trachéens D et les canaux salivaires ont pu être respectés dans tous les cas.

Tableau 27.

SECTION ÉLECTIVE DU COLLIER PÉRI-ESOPHAGIEN.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux				
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir	jour soir
1	22 h.	1	2 2	2	1 1	1 1
2	"		2 1	2 2	2	2
3	"		1 1	1		

Tableau 28.

EXPÉRIENCE TÉMOIN : SECTION DES CANAUX SALIVAIRES ET DES TRONCS TRACHÉENS D.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux				
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir	jour soir
1	22 h.	2 5	2 3	5	2 5	4-2 5
2	"	1 5	1 1	5	1 5	1 5

Tableau 29.

ABLATION DES PIÈCES BUCCALES.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux		
		1er jour	2ème jour	3ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir
1	16 h.	3 5	1 5	1 5
2	"	3 5	1 1	1 1
3	12 h.	5 5	5 5	5 5-3
4	"	1 5	4 5	5-1 5-1
5	"	2 5	5 4	1 5-3
6	"	5 5	5 5	3 5-3

Tableau 30.

ABLATION DES NERFS MANDIBULAIRES.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux					
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour	
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir	jour soir	
1	15 h.	2 3	5	3 5	1 5	3 5	
2	"	1 5	5	3 5	2 5	2 5	
3	"	4 5	5	5 5	5 5	5 5	
4	"	2 5	5	2 5	1 5	1 5	

Tableau 31.

ABLATION DU GANGLION SOUS-ŒSOPHAGIEN.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux		
		1er jour	2ème jour	3ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir
1 à 17	10 h.	1 1	1 1	1 1

Tableau 32.

ABLATION DE LA MOITIÉ POSTÉRIEURE DU GANGLION SOUS-ŒSOPHAGIEN.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux				
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir	jour soir
1 à 4	1 h.	1 1	1 1	1	1 1	1 1

Tableau 33.

RÉACTIONS CHROMATIQUES ENTRAÎNÉES PAR DES EXCITATIONS ÉLECTRIQUES
CHEZ DES ANIMAUX NORMAUX ET CHEZ DES ANIMAUX AYANT SUBI DES INTER-
VENTIONS DIVERSES.

Etat des animaux excités	Point d'application de l'excitation	Réactions chromatiques						Réaction chromatique moyenne
		5	4	3	2,5	2	1	
Normaux	Cerveau	13	4					4,8
	Ganglion sous oesophagien	5						5
Lobes optiques sectionnés	sectionnés Cerveau	3	4				1	4
Privés du ganglion sous-oesophagien	Cerveau				8	4	10	1,7
	Collier péri-oesophagien			1	1		2	1,9
Privés du cerveau	A l'emplacement du cerveau absent		3	2	2	3	3	2,4
	Collier péri-oesophagien			1	1	1	1	2,1
	Ganglion sous-oesophagien		1				3	2

Tableau 34.

ABLATION DU GANGLION PROTHORACIQUE.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux				
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir	jour soir
1	10 h.	1 5-1	1 5-1	1 5-1	1 mort	
2	"	3 5	2 5	2 5	1 5	
3	"	5 5	1 5-3	1 5-1	1 5-1	
4	"	1 5-1	1 5-1	2 1	5-1 1	
5	15 h.	1 5	1 5	1 5	5	1 5-1
6	"	1 5	1 5-2	1 5-1	4-1	4-1 5-1-1
7	"	1 5	3-1 3,5	2 4	5-1	5-1 5-1
8	"	1 5	1 4-2	3-1 4-1	4-1	4-1 5-1-1
9	18 h.	1 2,5	1 5	1 4	1 2	2
10	"	1 2	1 4	1 3	1 2,5	3-1
11	"	1 2	1 5	1 5	3-1 4-2	2,5
12	"	1 2,5	1 5	1 4	1 2	3-1
13	"	1 1	1 4	1 2	1 3-1	3,5-1

Tableau 35.

ABLATION DU GANGLION MÉTATHORACIQUE.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux				
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir	jour soir
1	18 h.	5	3 5	4-2 5		
2	"	1 3	2 5	2 5-2	3,5	3-1
3	"	1 2,5	2 5	1 5-3	4-1	3-1
4	"	1 4	2 5	1 5		
5	"	1 4-2	2 5			

Tableau 36.

ABLATION DES CONNECTIFS DE LA CHAÎNE NERVEUSE VENTRALE ENTRE LE GANGLION
SOUS-ŒSOPHAGIEN ET LE GANGLION PROTHORACIQUE.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux			
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir
1	19 h.	1 1	1 5	1 3-1	1 3-1
2	"	1 2	1 5	1 3	1 3
3	"	1 3	1 5	1 3-1	1 3-1
4	"	1 3-1	1 5	1 3	1 3
5	15 h.	1 2	1 2	1 3-1	
6	"	2 5	2 4-1	3-1 3-1	
7	12 h.	1 3-1	1 1	3-1-1	5-1-1
8	"	2 5-3	3 5-1	4-1	4-2
9	"	1 2	1 1	3-1-1	3-1-1
10	"	5 3	1 3-1	5-1-1	5-1-1
11	11 h.	2 5-1	3-1 4		4-1-1
12	"	5 4-1	3-1 5-1-1	4-1	4-1
13	"	3 4-1	4-1 5-2-2	5-2-2	5-2-2
14	"	4 4-1	1 1	1	3-1
15	"	1 2	1 5	1	5-1-1
16	"	3 5-1-1	5-1-1 5-1-1		
17	"	1 3-1-1	2 2		
18	"	3 3	4-2 5		

Tableau 37.

ABLATION DES CONNECTIFS DE LA CHAÎNE NERVEUSE VENTRALE ENTRE LE GANGLION
PROTHORACIQUE ET LE GANGLION MÉSOTHORACIQUE.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux			
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir
1	11 h.	1 4-2	2 5-2	2 3-1	1 3-1
2	"	1 5	2 5	2 3-1	3-1 3-2
3	"	1 2	1 4-1	1 3-1	2 3-1-1
4	"	1 5	1 3-1	1 3-1	1 3-1-1
5	10 h.	1 4	1 3-1	4-1	3-1
6	"	1 4	2 5-2	4-1	4-1
7	"	1 4	1 4-1	3-1	3-1
8	"	1 4	1 3	3-1	3-1-1
9	23 h.		3-1 5-2	4-1 5-1	
10	"		4-1 4-1	4-1 5-1	
11	"		2 5-2-2	4-1 5-2	
12	"		2 3-1	3-1 3-1	
13	"		5-2 5-2	4-1 4-1	
14	"		4 5	5 5	
15	"		5-1 5	5 5-3	
16	"		2 5-1	3-1 5-1	

Tableau 38.

ABLATION DES CONNECTIFS DE LA CHAÎNE NERVEUSE VENTRALE ENTRE LE GANGLION
MÉSOTHORACIQUE ET LE GANGLION MÉTATHORACIQUE.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux			
		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir	jour soir
1	15 h.	1 3	1	1 1	1 4-1
2	"	1 4	4	1 5-1	1 4-1
3	"	1 4	4	1 3-1	3-1 5-1
4	"	1 2	3-1	1 3-1	1 3-1
5	"	2 2	2	1 3-1	3-1 3-1
6	11 h.	1 4	1 4	4	4-1
7	"	1 1	1 3-1	1	4-1-1
8	"	1 4-2	1 4-1	5-1	5-1
9	15 h.	1 5	2 4		
10	"	1 5	1 4	2 5-2	

Tableau 39.

ABLATION DES CONNECTIFS ABDOMINAUX
2° SEGMENT ABDOMINAL : N° 1, 2, 3, 4, 5 ; 5° SEGMENT ABDOMINAL : N° 6 ET 7
(LE N° 7 A SUBI DE PLUS L'ABLATION DU 5° GANGLION ABDOMINAL).

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux		
		1er jour	2ème jour	3ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir
1	0 h.	1 3,5	5	
2	"	2 4	4	
3	"	1 3,5	5	
4	"	1 3	5	
5	"	1 5	5	
6	15 h.	2 5	1 5	2 5
7	"	2 3	2 4	2 5

Tableau 40.

ÉTAT CHROMATIQUE CRÉPUSCULAIRE DES OPÉRÉS AU SECOND ET TROISIÈME JOUR
APRÈS LES INTERVENTIONS PORTANT SUR LA CHAÎNE NERVEUSE VENTRALE.

Nature de l'opération	Temps écoulé	Etat chromatique des animaux					
		5	5-1	5-1-1	3	3-1	2 ou 1
<u>Ablation des connec-</u> <u>tifs</u>							
prothoraciques	2ème jour	7/18	2/18	3/18		1/18	5/18
	3ème jour		1/8	1/8	2/8	4/8	2/8
mésothoraciques	2ème jour	3/16	8/16	1/16	1/16	3/6	
	3ème jour	1/16	8/16			7/18	
métathoraciques	2ème jour	5/10	1/10			2/10	2/10
	3ème jour	1/9	3/9			3/9	2/9
abdominaux	2ème jour	7/7					
	3ème jour	2/7					
<u>Ablation du ganglion</u>							
prothoracique	2ème jour	7/13	5/13		1/13		
	3ème jour	6/13	4/13		1/13		2/13
métathoracique	2ème jour	5/5					
	3ème jour	2/4	2/4				

Tableau 41.

ABLATION DU NERF MÉDIAN ISSU DU GANGLION SOUS-ŒSOPHAGIEN.

N° de l' animal	Heure de l' opération	Etat chromatique des animaux		
		1er jour	2ème jour	3ème jour
		jour soir	jour soir	jour soir
1	19 h.	2 5	2 5	2 1
2	"	5	1 5	5 5

Tableau 42.

ACTIVITÉ COMPARÉE DE DIFFÉRENTS NERFS ET CONNECTIFS.

Organe utilisé	Fraction d'organe injectée	Réactions chromatiques des différents animaux injectés				Réaction moyenne
		5	4	3	2 ou 1	
Commissure trito- cérébrale	2			1	6	1,3
Collier péri-œso- phagien	1/2	2	2	3		3,9
Doubles connectifs mésothoraciques	1/2				6	1
Connectifs mésothoraciques	1/2 1/20	10	3	1 3	5	4,6 1,7
Nerf médian prothoracique	1-1/2				7	1
Nerf fémoral	1			2	5	1,5

Tableau 43.

RÉACTIONS CHROMATIQUES ENTRAÎNÉES PAR DES IMPLANTATIONS D'ORGANES.

Organe implanté	Réactions chromatiques des animaux							
	Hotes privés de cerveau				Hotes ligaturés : partie postérieure du corps			
	5	4	3	2-1	5	4	3	2-1
Cerveau	8	7	3	1	7	1	1	
Ganglion sous-oesophagien	4			1	1			
Corpora cardiaca		1	2	2			2	
Fragment de muscle				10			1	4

Tableau 44.

RÉACTIONS *Corethra plumicornis* DES CHROMATOPHORES DE FLOTTEURS ISOLÉS DU CORPS.

	Réactions des chromatophores des différents flotteurs			Réaction moyenne
	5 ou 4	3	2 ou 1	
<u>Flotteurs antérieurs</u>				
au bout de 4 Heures	10	4	1	4,1
au bout de 7 heures	7	5	2	3,3
au bout de 24 heures	6	6	2	3,4
<u>Flotteurs postérieurs</u>				
au bout de 4 heures	9	2		4,4
au bout de 7 heures	4	4	3	3
au bout de 24 heures	4	2	5	2,8

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Actions endocrines chez les Mollusques.

Vu et approuvé :

Paris, le 4 Mai 1956.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

J. PÉRÈS

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

JEAN SARRAILH

